Высшее профессиональное образование

Учебник

Ф. Я. Дзержинский, Б. Д. Васильев, В. В. Малахов

ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

БАКАЛАВРИАТ

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

ACADEMA

Высшее профессиональное образование
БАКАЛАВРИАТ

Ф. Я. ДЗЕРЖИНСКИЙ, Б. Д. ВАСИЛЬЕВ, В. В. МАЛАХОВ

ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

УЧЕБНИК

Рекомендовано
Учебно-методическим объединением по классическому университетскому образованию в качестве учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению «Биология»

ACADEMA

Москва
Издательский центр «Академия»
2013

УДК 596(075.8)
ББК 28.693.3я73
Д433

Рецензенты:

проф. *Е. Е. Коваленко* (Санкт-Петербургский государственный университет);
проф. *В. М. Константинов* (Московский педагогический государственный университет)

Дзержинский Ф. Я.

Д433 Зоология позвоночных : учебник для студ. учреждений высш. проф. образования / Ф. Я. Дзержинский, Б. Д. Васильев, В. В. Малахов. — М. : Издательский центр «Академия», 2013. — 464 с. — (Сер. Бакалавриат).

ISBN 978-5-7965-7971-4

Учебник создан в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом по направлению подготовки «Биология» (квалификация «бакалавр»).

На современном уровне в учебнике последовательно рассмотрены строение, развитие, физиология, экология, поведение, практическое значение всех классов типа Хордовые от Бесчерепных и Оболочников до Млекопитающих, а также типа Полухордовые.

Наряду с классическими сведениями в учебнике отражены новейшие результаты ультраструктурных и молекулярно-биологических исследований последних десятилетий, а также находки новых групп животных.

Для студентов учреждений высшего профессионального образования.

УДК 596(075.8)
ББК 28.693.3я73

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

ISBN 978-5-7965-7971-4

© Дзержинский Ф. Я., Васильев Б. Д., Малахов В. В., 2013
© Образовательно-издательский центр «Академия», 2013
© Оформление. Издательский центр «Академия», 2013

Зоология позвоночных относится к числу важнейших компонентов фундаментального биологического образования, и ей посвящаются обстоятельные общеобразовательные дисциплины, рассчитанные на студентов младших курсов биологических факультетов университетов. Соответствующие разделы биологической науки, несмотря на их во многом классический характер, достаточно динамично развиваются, что требует непрерывного совершенствования зоологии позвоночных как учебной дисциплины. Актуальность этой дисциплины поддерживается и тем, что наука о различных сторонах организации, жизнедеятельности позвоночных животных, их месте в биосфере и значении для жизни человека по-прежнему находит в природе неисчерпаемое множество объектов, загадок и проблем.

В учебниках, выпущенных за последние годы, как правило, достаточно полно излагаются материалы, касающиеся разнообразия позвоночных животных, вопросов их систематики, зоогеографии, биологии. В качестве примера можно привести книгу В. М. Константинова и С. П. Шаталовой (2004). В то же время вполне назрела необходимость усовершенствовать разделы данной дисциплины, освещающие внутреннюю организацию позвоночных животных и их приспособление к занимаемым природным нишам. Известные пособия, созданные в стенах Московского университета им. М.В.Ломоносова, такие как выдержавший 7 изданий (7-е — в 1966 г.) учебник под редакцией Н.А. Бобринского и Б.С. Матвеева или двухтомный учебник Н.Н. Карташева и Н.П. Наумова (1979), в своё время получили высокую оценку, но ныне стали малодоступны и в значительной степени устарели.

Учебник, предлагаемый вниманию читателя, написан учениками упомянутых авторов, долгое время преподававшими этот предмет под их руководством на биологическом факультете Московского университета им. М.В.Ломоносова.

Авторы стремились уделить повышенное внимание процессам взаимодействия органов тела, их взаимной координации, определяющим общие свойства целостного организма — свойства, которые в процессе приспособительной эволюции приходят к точному соответствию существенным для организма факторам внешней среды. Таким образом, в предлагаемом учебнике особый акцент сделан на адаптивной стороне организации позвоночных животных.

Предмет изучения в курсе зоологии позвоночных, строго говоря, несколько шире, его составляет тип Хордовые. Поэтому собственно позвоночным в изложении материала предшествуют подтипы Бесчерепные и Оболочники. А для лучшего понимания места хордовых в животном царстве и современного взгляда на их происхождение описана также организация типа Полухордовые, близкие к хордовым, представителей вторичноротых. Этот раздел написан В. В. Малаховым. Остальные разделы написаны совместно В.Д. Васильевым и Ф.Я. Дзержинским. При подборе иллюстраций к учебнику авторы стремились увеличить долю оригинальных рисунков.

При выполнении работы по составлению учебника авторы пользовались помощью многих коллег, которые дали им важные советы. Неоценимую помощь в редактировании текста и в подготовке иллюстраций авторам оказал К. Б. Герасимов, затем нужно упомянуть Л. П. Корзуна, Г. И. Гончарову, Т. И. Гринцевичене, А. Н. Кузнецова, Н. В. Хмелевскую, А. С. Северцова, В. В. Шахпаронова. Н. Н. Емельченко изготовила по просьбе авторов несколько десятков высококачественных оригинальных иллюстраций. На последнем этапе подготовки учебника неоценимую помощь авторам оказала Е. Е. Коваленко, детально проработавшая рукопись и давшая многие десятки ценных замечаний и советов. Всем названным коллегам, а также уважаемым рецензентам, сделавшим много конструктивных замечаний и предложений, авторы приносят глубокую благодарность.

ВВЕДЕНИЕ

С формальной точки зрения тип Хордовые представляет собой лишь один из нескольких типов многоклеточных животных, притом отнюдь не самый многочисленный. Он объединяет всего около 47 000 видов, тогда как, например, в типе Членистоногие видовое разнообразие одного лишь отряда Жесткокрылые сейчас оценивается более чем в 30 тысяч представителей. Да и по суммарной биомассе хордовые существенно проигрывают хотя бы круглым червям или даже паукообразным. Однако наше повышенное внимание к хордовым легко объясняется и тем, что к этой группе относятся хорошо знакомые нам обитатели окружающих нас ландшафтов — рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие и что представители этих классов освоили все среды обитания биосферы, а многие из них имеют всесветное распространение и, следовательно, наделены исключительным адаптивным потенциалом. Характерно, что даже по своим размерным показателям хордовые не имеют себе равных, поскольку длина их тела варьирует в пределах от нескольких миллиметров до нескольких десятков метров, а масса — от долей грамма до 150 тонн! Но, может быть, главная причина нашего исключительного интереса к хордовым состоит в том, что именно к этой группе животных относится и единственное разумное существо на Земле — человек. Стало быть, выстраивая эволюционную ретроспективу хордовых или, точнее говоря, позвоночных, мы, тем самым, невольно пытаемся вычленить некие ключевые признаки, которые не только объясняют причину несомненного эволюционного успеха высших представителей этой группы, но и дают нам возможность определить главные морфофизиологические слагаемые нашего собственного биологического портрета.

В качестве сугубо профессиональной задачи проблема происхождения хордовых вызревала ещё в недрах до-дарвиновского — классификационного — периода упорядочивания представлений о разнообразии органического мира, когда главным считался дифференциальный принцип — «чем одно живое существо (или группа) отличается от другого?». Этот принцип сохранял свой приоритет от Аристотеля до Ж. Б. Ламарка, что нашло прямое отражение в обозначении двух основных подразделений животного царства у этих величайших ученых: группа *Бескровных животных* в классификации Аристотеля превратилась в *Беспозвоночных* у Ламарка; а *Наделенные кровью* у Аристотеля были названы Ламарком *Позвоночными*.

В последарвиновскую эпоху, когда идея непрерывности и преемственности в развитии органического мира стала доминирующей, принципы классификации (систематики) живых организмов сменились на противоположные: «в чём выражается сходство (теперь мы говорим — генетическое родство) между разными живыми существами (или группами)?». Отсюда естественным стало стремление к поиску признаков сходства («родственных черт») между хордовыми и какими-либо группами беспозвоночных животных.

ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA)

Характеристика типа Хордовые

Известно, что для всех хордовых животных характерен единый план строения, основу которого формируют три специфических признака.

Хорда — это присущий всем представителям типа (по крайней мере, на некоторых этапах индивидуального развития) внутренний осевой скелет, упругий тяж, образованный трубкой, заполненной сильно вакуолизированными клетками; хорда развивается путем отшнуровывания от спинной стенки первичной кишки.

Центральная нервная система в виде трубки расположена на спинной стороне и развивается из эктодермы.

Жаберные щели — отверстия, соединяющие полость переднего отдела кишечной трубки (названного глоткой) с внешней средой.

Сюда можно добавить *общую схему* расположения органов (сверху вниз): центральная нервная система, осевой скелет (исходно — хорда), кишечная трубка, сердце.

Кроме того, хордовым присущи и некоторые признаки, встречающиеся также и у представителей ряда продвинутых групп беспозвоночных животных. К числу таких признаков относят: *билатеральную симметрию*, характерную для обладателей определённой брюшной стороны тела и определенного головного конца; *вторичноротость*, т. е. формирование ротового отверстия заново, вне связи с бластопором; наличие *вторичной полости тела*, выстланной клетками третьего зародышевого листка (мезодермы); *метамерию*, т. е. подразделение спинных частей мезодермы, её производных и частей нервной системы на вытянутый вдоль оси тела ряд сегментов.

ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ACRANIA)

Представители подтипа Бесчерепные — ланцетники, объединяемые в класс Головохордовые (Cephalochordata). Наиболее популярный у нас вид ланцетника — *Branchiostoma lanceolatum*, один из 20 видов рода. Другой род, *Asymmetron* (у взрослых особей которого гонады располагаются только на правой стороне), включает 6 видов.

Головохордовые широко распространены в прибрежных умеренных и тропических океанических водах, в том числе и в Чёрном море, в частности в Севастопольской бухте. Первый экземпляр ланцетника, присланный в 1774 г. П. С. Палласу — молодому профессору Петербургской академии, был выловлен у побережья Британских островов — Корнуэлла (Англия). Уильям Яррелл опубликовал первый анатомический рисунок ланцетника, назвав его *Amphioxus* (Двух-

конечник) *lanceolatus*. Но двумя годами раньше О. Г. Коста назвал ланцетника *Branchiostoma* (Жабророт) и отнёс его к рыбам. С тех пор, по правилу приоритета, было принято современное научное название наиболее популярного вида ланцетника — *Branchiostoma lanceolatum* Pall. Работы А. О. Ковалевского по развитию ланцетника обнаружили уникальное сочетание признаков типичного хордового животного с некоторыми чертами беспозвоночных животных, что сделало ланцетника крайне желанной переходной формой — связующим звеном — между двумя подцарствами животных организмов. Именно этим объясняется исключительный исследовательский интерес к ланцетнику.

Обтекаемой **внешней формой тела** (рис. 1) ланцетник напоминает маленькую рыбку длиной до 6 см, но по отсутствию головы, парных плавников и хвостового плавника обычной для рыб формы легко понять, что перед нами нечто совсем другое. Плавники непарные в виде узкой каймы (рис. 1, *1*, *4*, *5*), несколько расширенной в области хвоста. По брюху в передней половине тела проходит пара продольных валиков, которые называются метаплевральными складками (рис. 1, *8*). Полупрозрачное тело заострено по концам, на переднем конце снизу открывается глубокая ниша — предротовая воронка, усаженная по краям тонкими параллельными щупальцами (рис. 1, *10*). Образованные ими гребёнки могут перегораживать вход в предротовую воронку.

Кожа. Кожа ланцетника, как и у всех хордовых, состоит из двух слоёв, но каждый из них устроен проще, чем у позвоночных животных. Наружный слой — эпидермис — представляет собой однослойный эпителий из кубических клеток, покрытых тонким гомогенным слоем, напоминающим кутикулу. Глубокий слой, собственно кожа, или кориум, — тонкий и практически бесструктурный (студенистый) слой соединительной ткани с редко рассеянными клетками.

Осевой скелет образован гибким веретеновидным и к тому же слегка сжатым с боков стержнем, который тянется продольно через всё его тело. Это хорда (рис. 2, *4*) — столб полужидкой ткани, заключённый в оболочку из прочных кольцевых волокон. Цитоплазма этих клеток с ядрами оттеснена крупными вакуолями к периферии; в результате её деятельности формируется волокнистая оболочка хорды. Тургором хорды обусловлена её упругость, благодаря которой она эффективно сопротивляется продольному сжатию (поскольку заполняющая её жидкость несжимаема, в этом состоит ***принцип гидроскелета***), но не изгибам. Понятно, что сила продольного сжатия, которой нагружает хорду прилегающая к ней боковая мускулатура (см. ниже), создаёт в ней высокое давление полужидкого содержимого.

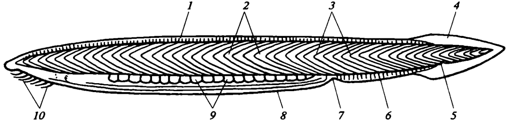


Рис. 1. Внешний вид ланцетника. Вид слева:

1 — спинной плавник с камерами; *2* — миомеры; *3* — миосепты; *4* — хвостовой плавник; *5* — анальное отверстие; *6* — подхвостовой плавник; *7* — положение атриопора; *8* — метаплевральная складка; *9* — гонады; *10* — щупальца предротовой воронки

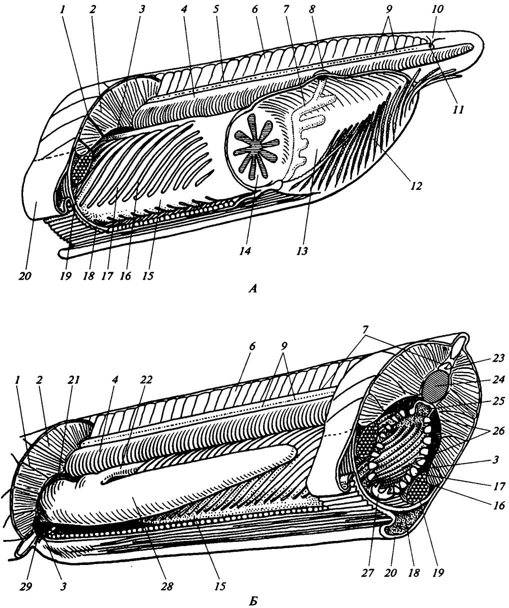


Рис. 2. Схема внутреннего строения ланцетника. Вид вполоборота сбоку (справа), снизу и спереди:

А — передний конец тела; *Б* — средний участок тела; *1* — миосепта; *2* — миомер; *3* — атриальная полость; *4* — хорда; *5* — нервная трубка; *6* — камера спинного плавника; *7* — мерцательный орган предротовой воронки; *8* — ямка Гатчека; *9* — просвечивающие глазки Гессе; *10* — ямка Кёлликера; *11* — непарный глазок; *12* — щупальца предротовой воронки; *13* — предротовая воронка; *14* — ротовое отверстие, прикрытое парусом; *15* — область эндостиля; *16* — жаберная щель; *17* — глотка: жаберная перегородка; *18* — поперечная брюшная мышца; *19* — гонада; *20* — метаплевральная складка; *21* — наиболее типичная часть целома; *22* — начальный отдел кишки; *23* — невроцель; *24* — поперечный разрез хорды; *25* — наджаберная бороздка; *26* — полость глотки; *27* — эндостиль; *28* — печёночный вырост; *29* — атриопор

Чтобы хорда сохраняла площадь поперечного сечения, не раздувалась, требуется достаточно высокая прочность кольцевых волокон оболочки. Кроме того, хорда перегорожена внутри многочисленными поперечными мышечными пластинками, каждая из которых образована одной клеткой. На тотальном препарате ланцетника эти мышечные клетки придают хорде вид монетного столбика. Они содержат горизонтальные мускульные волокна, с помощью которых соединяют и стягивают между собой боковые стороны оболочки, придавая хорде несколько сплющенную с боков форму — овальную в поперечном сечении (рис. 2, *Б*, *24*). Мускульные клетки хорды имеют характерную поперечную исчерченность, но отличаются от клеток миомеров. Электронные микрофотографии обнаруживают их сходство с замыкающей мышцей моллюска — морского гребешка (*Pecten*).

Принцип гидроскелета находит применение также в устройстве каймы плавников, имеющей «арматуру» из плотно сомкнутых вытянутых пузырьков с жидкостью — плавниковых камер (рис. 2, *6*).

По бокам от хорды большой объём в теле ланцетника занимает так называемая **боковая (париетальная) мускулатура**, которая образована тонкими одноклеточными листками, содержащими продольные волокна (миофибриллы), и тянется на протяжении почти всего тела (она лишь немного короче хорды). Одностороннее сокращение этих волокон создает силу натяжения, которая в комбинации с противоположно направленной силой реакции несжимаемой хорды приводит к возникновению в теле изгибающего момента. Но простых изгибов тела вправо и влево для эффективного продвижения в воде недостаточно.

Ланцетники используют так называемое **ундуляционное плавание** (рис. 3), вероятно, составлявшее первичный способ локомоции, общий для всего типа хордовых. При ундуляционном плавании тело волнообразно изогнуто (напоминая в плане форму синусоиды), и этот изгиб пробегает по телу спереди назад. Ланцетник как бы прокладывает в воде зигзагообразный тоннель и, выползая из него, продвигается вперёд. При этом косо ориентированная боковая поверхность тела наступает на окружающую массу воды, теснит и сдвигает её, в том числе и назад, тем самым получая на ней опору. Таким образом, волна, пробегающая по телу от переднего конца, создает тягу, т. е. усилие, толкающее пловца вперёд (при попятном движении волна движется от хвоста). Для такого пробегания локомоторной волны по телу зона сокращения боковой мускулатуры также должна перемещаться, а это возможно благодаря тому, что последняя подразделена на множество коротких отрезков, сегментов, которые сокращаются не одновременно, а последовательно, с закономерным отставанием по фазе. Эти мышечные сегменты, миомеры (см. рис. 2, *2*), отделены друг от друга соединительно-тканными плёнчатыми перегородками — миосептами (см. рис. 2, *1*). Как мы увидим ниже, метамерная мускулатура, особенно у представителей подтипа позвоночных, навязывает сегментацию и многим другим органам тела, прежде всего нервам, кровеносным сосудам, частям осевого скелета.

Ундуляционное плавание ланцетника нужно признать довольно эффективным. Будучи потревожен, он способен плыть с неожиданно высокой скоростью — до 60 см/с (до 1,8 км/ч) в течение 50 с. Это составляет 13 длин тела в секунду, как вперёд, так и назад. Для форели предельная скорость — 10 длин/с. При помощи таких же ундуляционных движений ланцетник вбуравливается в рыхлый грунт песчаных банок (отмелей), на которых постоянно держится. Необходимая для этого прочность концов тела обеспечена хордой, которая тянется за пределы про-

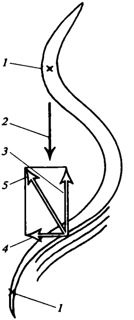


Рис. 3. Схема плывущего ланцетника. Вид сверху. Источники силы тяги при ундуляционном плавании. Показано нарастание амплитуды локомоторной волны от переднего конца тела к хвосту:

1 — вершина локомоторной волны; *2* — направление хода локомоторной волны; *3* — продольная составляющая силы реакции воды (источник силы тяги); *4* — поперечная составляющая силы реакции воды (на разных участках тела уравновешивается); *5* — суммарная сила реакции воды на продвигающийся к хвосту фронт локомоторной волны (сила ориентирована перпендикулярно поверхности контакта тела с водой)

тяженности не только центральной нервной системы, но также первого и последнего мускульных сегментов. Если ланцетник зарывается передним концом тела, он способен перемещаться в песке по дуговидной траектории. Приблизившись к поверхности и высунув из песка переднюю часть тела, ланцетник надолго остаётся в таком наклонном положении предротовой воронкой вверх.

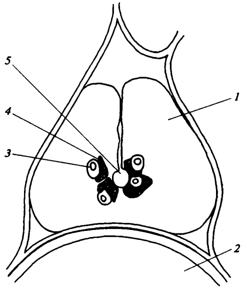
Центральная нервная система ланцетника представлена так называемой нервной трубкой (см. рис. 2, *А*, *5*), которая тянется вдоль всего тела непосредственно над хордой. Внутри нее проходит продольный канал под названием невроцель (см. рис. 2, *Б*, *23*). В ходе эмбрионального развития ланцетника нервная трубка (см. рис. 7, *К*, *18*) сворачивается из погрузившегося продольно вытянутого участка эктодермы — так называемой нервной пластинки (см. рис. 7, ***Ж—И***, *7*). В отличие от позвоночных животных ланцетник не имеет такого важного эмбрионального зачатка, как нервный гребень, и, соответственно, его производных, в частности миелиновых оболочек на периферических нервах. Точно так же у ланцетника отсутствуют спинальные ганглии, и чувствующие волокна дорсальных корешков представлены отростками нейронов, расположенных двумя продольными колоннами внутри центральной нервной системы.

Передний конец спинного мозга ланцетника образует расширение в виде церебрального пузырька без утолщения его стенок, образованных одним слоем ресничных эпителиальных клеток, таким образом, нет никаких признаков феномена цефализации, столь характерного для позвоночных животных.

Высших **органов чувств** ланцетник не имеет, но его спинной мозг обладает определённой общей чувствительностью, в частности, к свету. В стенках центрального канала спинного мозга ланцетника располагаются многочисленные фоторецепторы — глазки Гессе (см. рис. 2, *9*), представляющие собой взаимодействующую пару из пигментного колпачка (рис. 4, *4*) и чувствительной клетки (рис. 4, *3*). Пигментные клетки хорошо видны уже под лупой. Эти пары ориентированы поразному, что позволяет ланцетнику различать направление падающего света. На переднем конце нервной трубки заметен единственный более крупный «глазок» (см. рис. 2, *А*, *11*) — скопление пигментных клеток, не чувствительное к свету, но отбрасывающее тень на особые фоторецепторные клетки, расположенные позади. Ланцетник фотофоб, резкое нарастание освещённости вызывает у него реакцию бегства и затаивания.

Рис. 4. Схема расположения глазков Гессе на поперечном срезе нервной трубки:

1 — спинной мозг; *2* — хорда; *3* — светочувствительная клетка; *4* — пигментная клетка; *5* — невроцель



Другими источниками сенсорной информации у ланцетника служат механорецепторы на щупальцах предротовой воронки (см. рис. 2, *А*, *12*), препятствующие попаданию в ротовую воронку крупных посторонних частиц, и хеморецепторы на лопастях паруса (см. рис. 2, *А*, *14*), контролирующие поток пищевого материала.

От эмбрионального процесса погружения эктодермальной нервной пластинки сохраняется ещё след в виде воронкообразного ресничного углубления на левой стороне переднего конца тела ланцетника, против упомянутого переднего «глазка». С ним связаны нейроны, посылающие свои отростки (аксоны) к переднему концу нервной трубки. Это след невропора, остаточного соединения невроцеля с внешней средой, названный ямкой Кёлликера (см. рис. 2, *А*, *10*).

Несмотря на слабую сенсорную оснастку и отсутствие поискового поведения, ланцетник способен к весьма протяжённым сезонным миграциям, например вдоль восточного побережья Соединенных Штатов. На зимовках в районе Флориды и в некоторых регионах у берегов Южного Китая и Юго-Восточной Азии ланцетник способен образовывать плотные скопления более 1 000 особей на 1 $м^2$ морского дна. В этих регионах ланцетника промышляют, употребляя его в пищу в сушёном и жареном виде.

Пищеварительная система ланцетника начинается с уже упомянутой выше предротовой воронки (см. рис. 2, *А*, *13*), вход в которую контролируют снабжённые нервными окончаниями щупальца. На боковых стенках воронки на просвет видны участки ресничного эпителия в виде розовых (при окраске борным кармином) пальцевидных полос. Они совместно формируют мерцательный орган (см. рис. 2, *А*, *7*), который гонит воду в глубь воронки, к ротовому отверстию. Покрытый мерцательным эпителием «потолок» воронки образует небольшой купол справа от хорды, который поднимается чуть выше её нижнего края. Это так называемая ямка Гатчека (см. рис. 2, *А*, *8*).

Задняя стенка предротовой воронки образована тонкой эластичной перепонкой со звездообразным отверстием посередине. Это так называемый парус (см.

рис. 2, *А*, *14*) и ротовое отверстие, которое у ланцетника, как и у всех вторичноротых животных, не образуется на месте бластопора (менее удачно называемого гастропором), а прорывается заново на противоположном конце тела.

Через ротовое отверстие вода со взвешенными в ней микроскопическими пищевыми частицами попадает в кишечную трубку. Пищеварительный тракт ланцетника прост по форме, не образует изгибов и петель. Его передний отдел сильно увеличен в поперечном сечении, имеет особое строение и называется *глоткой*. Главная особенность глотки заключается в том, что ее боковые стенки пронизаны многочисленными сквозными отверстиями — *жаберными щелями* (см. рис. 2, *А*, *16*), ведущими во внешнюю среду (у взрослого ланцетника — в атриальную полость; см. ниже). Глотка растянута в высоту, занимая в теле ланцетника все пространство под хордой — до мускульной брюшной стенки, и сильно сплющена с боков. Поэтому ее боковые стенки обширны и уплощены, они целиком превращены в густую решётку узкими, прямолинейными и косо ориентированными жаберными щелями. Разделяющие их жаберные перегородки (см. рис. 2, *А*, *17*) построены на основе длинных стержней из плотной соединительной ткани. Фактически глотка сегментирована, подразделена жаберными щелями на метамеры, которые, в отличие от миомеров, именуются бранхиомерами. Количество щелей достигает 140 на каждой стороне. О важном значении столь большого числа свидетельствует его удвоение в ходе индивидуального развития за счёт врастания в готовые щели, разделяемые *первичными перегородками*, дополнительных *вторичных* (или язычковых) *жаберных перегородок*.

Свой микроскопический корм ланцетник вылавливает, отцеживает из воды при помощи слизевого фильтра на внутренней поверхности глотки. Каждая жаберная перегородка с трёх сторон покрыта мерцательным эпителием. Его поля, обращенные внутрь жаберной щели, гонят воду наружу, а обращенное в полость глотки поле участвует в перемещении сплошного слоя слизи, стекающего по её стенке. Понятно, что слизь, включающая нитевидные молекулы полисахарида (муцина), способна пропускать воду, но задерживает взвешенные в ней частицы. В перемещении слизи внутри глотки принимают участие несколько ресничных желобков. Во-первых, это проходящий по дну глотки *эндостиль* (см. рис. 2, *Б*, *27*), который гонит слизь вперёд, во-вторых, огибающее изнутри ротовое отверстие *окологлоточное кольцо*, по которому она идёт к спине, и, в-третьих, *наджаберная бороздка* (см. рис. 2, *Б*, *25*), продвигающая слизь назад. Считается, что слизь, секретируемая многочисленными железистыми клетками эндостиля, сплошным слоем по обеим сторонам глотки течёт к спине под действием ресничек на обращенной внутрь поверхности жаберных перегородок. Передние концы этих слоев слизи предположительно удерживаются половинками окологлоточного кольца. Достигнув дорсальной стенки глотки, слои слизи объединяются в наджаберной бороздке и движутся по ней в виде сплошного жгута к входу в кишечник (см. рис. 2, *Б*, *22*).

В эндостиле по бокам от продольного ряда жгутиковых клеток располагаются, чередуясь, несколько продольных полосок мерцательных и железистых клеток, выделяющих, помимо слизи, гормон щитовидной железы. Как показали эмбриологические исследования, у позвоночных закладка щитовидной железы формируется на поверхности дна глотки, откуда затем погружается в глубь мягких тканей. Таким образом, эндостиль может рассматриваться как эмбриональный и эволюционный предшественник щитовидной железы. Неслучайно её гормоны легко проникают

в организм через кишечник (люди при дефиците гормонов щитовидной железы восполняют его, принимая таблетки).

Кишечник устроен очень просто. Это прямая трубка без заметных расширений, которая оканчивается *анальным отверстием* (см. рис. 1, *5*) вблизи заднего конца тела, слева от подхвостовой плавниковой каймы. Расположенный позади него отдел — собственно хвост — очень короток. Единственное существенное усложнение формы кишечника — полый слепой вырост его нижней стенки, довольно длинный и отогнутый вперёд, где он свободно лежит правее глотки. За определенное сходство с эмбриональным зачатком печени позвоночных и аналогичный характер кровоснабжения (см. ниже) это образование названо *печёночным выростом* (см. рис. 2, *Б*, *28*). Подобно печени позвоночных его клетки богаты гликогеном и липидами. Однако к тому же здесь располагаются и многочисленные зимогенные (секретирующие ферменты) клетки, подобные тем, что располагаются в стенках кишки. Некоторые из них, похоже, способны не только к секреции, но и к фагоцитозу. Таким образом, пищеварительная система ланцетника сочетает внеклеточное и внутриклеточное переваривание пищи, что, очевидно, связано с его типом питания — микрофагией. Внеклеточное пищеварение осуществляется в слабо щелочной среде, протеаза относится к группе трипсинов. Никаких протеаз, работающих в кислой среде подобно пепсину, у ланцетника не обнаружено. Продвижение пищи по кишечнику осуществляется за счёт ресничной выстилки, которая особенно сильно развита в более толстостенном отделе кишечной трубки, расположенном несколько позади основания печёночного выроста. Здесь происходит вращение пищевого потока за счёт ритмичного поперечного движения ресничек.

Роль главного **органа дыхания** ланцетника, вероятнее всего, выполняет глотка с её жаберными щелями. Правда, у ланцетника нет жабр как специализированных органов дыхания, образованных нежными жаберными лепестками. Но огромная суммарная поверхность его жаберных перегородок, несомненно, образует важную предпосылку для эффективного газообмена вне зависимости от того, с чем связана главная адаптивная роль удвоения числа перегородок — с производительностью слизевого фильтра или же с интенсивностью диффузии газов. Представление о ведущей роли глотки как органа дыхания подкрепляется характером кровоснабжения жаберных перегородок (см. ниже), а также принудительным режимом циркуляции воды через жаберные щели. Кстати, обнаружено, что при пониженном содержании в воде растворённого кислорода интенсифицируется биение ресничек мерцательного эпителия глотки и увеличивается объём воды, прогоняемой им в единицу времени. Существует и другое мнение — будто более важную роль в осуществлении газообмена играет вся поверхность тела, покрытая уникально тонкой кожей. Но кожа включена в круг кровообращения параллельно большинству остальных органов и получает лишь малую долю циркулирующей крови, а её эффективному омыванию водой в течение заметной доли времени препятствует песок.

По характеру общей схемы **кровеносной системы** (рис. 5) ланцетник обнаруживает поразительное сходство с низшими позвоночными — круглоротыми и рыбами. В то же время по некоторым чертам организации этой системы он существенно проигрывает. У ланцетника эндотелиальная выстилка сосудов прерывиста, что мешает считать его кровеносную систему по-настоящему замкнутой. Далее, у ланцетника нет сердца, кровяные клетки редки, кровь бесцветна, т. е.

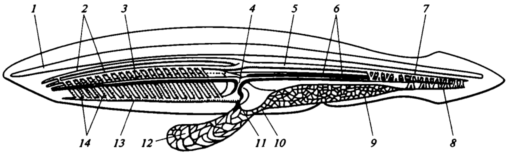


Рис. 5. Схема кровеносной системы ланцетника. Вид слева; печёночный вырост искусственно отогнут вниз за пределы контура тела:

1 — хорда; *2* — корни спинной аорты; *3* — левая передняя кардинальная вена; *4* — левый кювьеров проток; *5* — спинная аорта; *6* — задние кардинальные вены; *7* — хвостовая артерия; *8* — хвостовая вена; *9* — подкишечная вена; *10* — воротные вены печени; *11* — печёночная вена; *12* — воротная система печени; *13* — брюшная аорта; *14* — жаберные артерии

не имеет дыхательных пигментов. Она циркулирует благодаря слабой пульсации многих сосудов (см. ниже). Кислород же транспортируется просто за счёт его растворимости в воде.

Главным сосудом считается брюшная аорта (рис. 5, *13*), которая несет кровь сзади вперёд вдоль всей брюшной стенки глотки под эндостилем и дает огромное количество ветвей — приносящих жаберных артерий (рис. 5, *14*; по числу первичных жаберных перегородок). Эта кровь из них проходит через капилляры и лакуны жаберных перегородок и покидает их по выносящим жаберным артериям, имеющимся во всех перегородках (во вторичные перегородки кровь попадает из первичных по так называемым синаптикулям — тонким мостикам, пересекающим щели). Выносящие жаберные артерии собираются на спинной стороне глотки в пару продольных сосудов — корней спинной аорты (рис. 5, *2*). Позади глотки они сливаются в лежащую непосредственно под хордой спинную аорту (рис. 5, *5*), кровь по которой течёт назад; позади она переходит в хвостовую артерию (рис. 5, *7*).

Венозная кровь направляется к области середины тела по двум парным венам — передним и задним кардинальным (рис. 5, *3*, *6*). На каждой стороне тела они объединяются в так называемые кювьеровы протоки, или общие кардинальные вены (рис. 5, *4*), впадающие в основание брюшной аорты. Хвостовая вена (рис. 5, *8*) тянется вперёд вместе с кишечником и соответственно называется подкишечной веной (рис. 5, *9*). Впереди она подходит к стенкам печёночного выроста и разветвляется там, фактически образуя воротную систему печени. Соответственно конечный участок вены представляет собой воротную вену печени (рис. 5, *10*). Воротная система печени присуща всем позвоночным, в печени осуществляется контроль и детоксикация приходящей от кишечника крови перед её поступлением в общее русло. Пройдя её, кровь попадает по печёночной вене (рис. 5, *11*) в основание брюшной аорты.

Упомянутая выше пульсация, способствующая циркуляции крови, существует независимо в «венозном синусе» (основании брюшной аорты), вздутиях оснований приносящих жаберных артерий («жаберных сердцах»), подкишечной вене и задних кардинальных венах. Эта пульсация редка, примерно один раз в 2 мин, и очевидно никак не координируется нервной системой.

Полости тела устроены у ланцетника очень сложно. Прежде всего, он обладает *целомом*, или *вторичной полостью тела*, наиболее типичная часть которой представляет собой брюшную полость (см. рис. 2, *Б*, *21*), окружает кишечную трубку позади глотки. Целом выстлан брюшиной, её не сегментированной боковой пластинкой; так называемый париетальный листок выстилает изнутри стенки брюшной полости, откуда он переходит на кишечник, одевая его висцеральным листком. Над и под кишечником брюшина переходит на него со стенки полости в виде двойных листков — брыжеек.

В области глотки развита *околожаберная*, или *атриальная*, *полость* (см. рис. 2, *3*), которая в существенной степени вытесняет целом. Атриальная полость окружает глотку снизу и с боков, именно в неё открываются жаберные щели. Она представляет собой захваченный внутрь тела участок окружающего пространства и, соответственно, выстлана изнутри кожей. Этот захват происходит у личинки в результате формирования и разрастания по бокам тела, над жаберными щелями широких метаплевральных складок (см. рис. 9, *II*, *III*, *5*, *7*); на их медиальных сторонах формируются карнизы, которые сближаются и в конце концов срастаются под глоткой. Позади остается отверстие — атриопор (рис. 2, *Б*, *29*), — через которое из атриальной полости выводится вода. В дне атриальной полости имеется особая поперечная листовидная мышца (см. рис. 2, *18*), позволяющая при необходимости сжимать атриальную полость — при этом вода выбрызгивается из атриопора и из ротового отверстия. Благодаря этому ланцетник может прочистить атриопор, вытолкнув из него песчинку, или изгнать из предротовой воронки заплывшего туда «незваного гостя».

Целом сохраняется в области глотки в виде узких каналов, прежде всего, под самой хордой (парный субхордальный целом), по бокам от наджаберной бороздки. Еще более узкие каналы проходят вдоль глотки под эндостилем, а также по наружной стороне первичных жаберных перегородок. Тонкой целомической прослойкой окружён и печёночный вырост. Как показывает эмбриональное развитие, обширные полости внутри метаплевральных складок также имеют целомическую природу.

Уровень развития **выделительной системы** характеризуется отсутствием почек — у ланцетника нет более или менее компактного органа, обладающего собственным выводным протоком. Его выделительная система построена посегментно — представлена парой протонефридиев (рис. 6, *10*) на каждый сегмент. Нефридии размещены в области верхнего края глотки и приурочены к её сегментам — бранхиомерам (каждый включает одну первичную жаберную щель, разделённую на две вторичной перегородкой). Это короткие изогнутые трубочки, имеющие по несколько входов из маленьких целомических камер, отделившихся от субхордального целома, и одно выводное отверстие в верхний край атриальной полости. Каждый вход увенчан пучком специальных клеток — циртоподоцитов (рис. 6, *А*, *2*), которые при помощи жгутиков (рис. 6, *Б*, *6*) гонят жидкость из камеры целома и тем самым осуществляют фильтрацию из крови. Нефридии тесно связаны с кровеносными сосудами — каждый из них расположен при маленьком сосудистом сплетении, внутрь которого (в промежутки между сосудами) вдаются целомические камеры с пучками циртоподоцитов. Циртоподоциты устроены приблизительно так же, как звездчатые, или пламенные, клетки протонефридиев плоских червей и подоциты примитивных полихет. Каждая клетка снабжена решётчатой «юбкой» (рис. 6, *Б*, *5*) из 10 параллельных микровил с промежутками

в 1 мкм шириной и жгутиком внутри, а также длинным жестким стебельком, напоминающим расческу с редкими зубьями — так называемой педицеллой (рис. 6, *Б*, *8*). Жгутик гонит в полость нефридия жидкость из целомической камеры, поддерживая в ней разрежение как условие фильтрации из крови (ведь у ланцетника за отсутствием сердца не существует и артериального давления крови), а педицеллы не позволяют целомической камере спадаться.

Ланцетники раздельнополы. Их **репродуктивная система** так же, как и выделительная, носит посегментный характер и представлена многочисленными мешковидными гонадами (см. рис. 1, *9*; рис. 2, *19*). Яичники обычно чётко отличаются от семенников, поскольку яйцеклетки (диаметр около 0,1 мм) значительно крупнее сперматозоидов. Гонады располагаются в стенках тела по бокам от глотки и выпячиваются из них по направлению внутрь — в атриальную полость. Каждая гонада окружена целомом, зажатым до состояния узкой щели. После созревания гамет стенки гонад, окружающие их слои брюшины и кожа разрываются. Половые продукты выпадают в атриальную полость и через атриопор выносятся во внешнюю среду. Нерест ланцетников приурочен к определённому сезону, например у

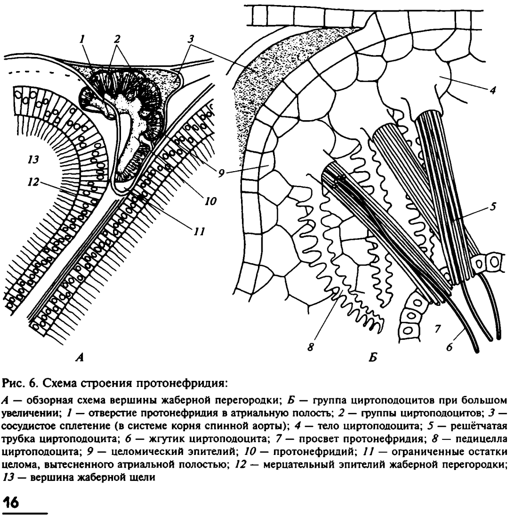


Рис. 6. Схема строения протонефридия:

А — обзорная схема вершины жаберной перегородки; *Б* — группа циртоподоцитов при большом увеличении; *1* — отверстие протонефридия в атриальную полость; *2* — группы циртоподоцитов; *3* — сосудистое сплетение (в системе корня спинной аорты); *4* — тело циртоподоцита; *5* — решётчатая трубка циртоподоцита; *6* — жгутик циртоподоцита; *7* — просвет протонефридия; *8* — педицелла циртоподоцита; *9* — целомический эпителий; *10* — протонефридий; *11* — ограниченные остатки целома, вытесненного атриальной полостью; *12* — мерцательный эпителий жаберной перегородки; *13* — вершина жаберной щели

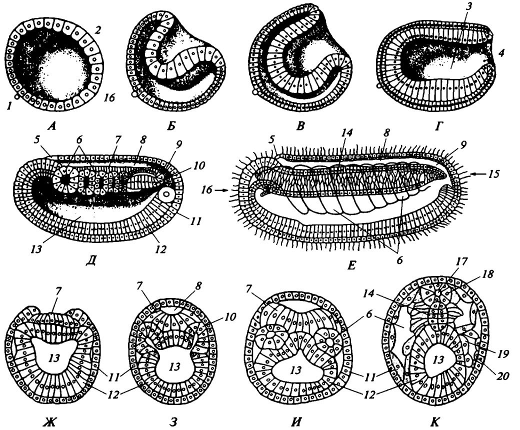


Рис. 7. Основные этапы раннего эмбриогенеза ланцетника:

А—Е — продольные вертикальные разрезы зародышей (на *Д* плоскость разреза сдвинута вбок); *Ж—К* — поперечные разрезы зародышей; (*Б—Г* — процесс гаструляции; *Д—К* — нейруляция, формирование хорды и мезодермы); *1* — анимальный полюс бластулы; *2* — вегетативный полюс бластулы; *3* — гастральная полость; *4* — бластопор (гастропор); *5* — невропор; *6* — целомические мешки (с участками вторичной полости тела); *7* — нервная пластинка; *8* — нервный канал; *9* — нервно-кишечный канал; *10* — мезодерма; *11* — эктодерма; *12* — энтодерма; *13* — кишечная полость; *14* — хорда; *15* — место будущего анального отверстия; *16* — место будущего рта; *17* — невроцель; *18* — центральная нервная система; *19* — висцеральный листок брюшины; *20* — париетальный листок брюшины

берегов Крыма — к летним месяцам. Половые продукты выметываются вскоре после захода солнца, оплодотворение происходит в воде, личинка ведет пелагический образ жизни, т. е. плавает в толще воды.

Развитие ланцетника. Поскольку запас желтка в олиголецитальном яйце ланцетника очень мал, оно подвергается почти равномерному дроблению. Плоскость первого дробления совпадает с плоскостью билатеральной симметрии, которая характерна уже для зиготы. Типичным для вторичноротых образом зигота подвергается радиальному дроблению, образует морулу, а затем полый шар — бластулу. Гаструляция осуществляется путём вворачивания на ее заднем конце презумптивной (будущей) энтодермы, а также переползания внутрь на краю образовавшегося отверстия (бластопора) клеток будущей хорды (хордомезодермы) —

по центру и типичной мезодермы — по бокам от нее. В двухслойном зародыше хордомезодерма располагается в крыше первичной кишки архэнтерона (рис. 7, *Г*, *3*; *Ж*, *13*), а зачаток типичной мезодермы — в её боковых стенках. После этого из крыши кишки выделяется цилиндрическая хорда (рис. 7, *К*, *14*), типичная мезодерма (рис. 7, *З*, *10*) выпячивается наружу и отшнуровывается, а энтодерма (рис. 7, *К*, *12*) разрастается по направлению вверх и смыкается под ними, образуя крышу кишки. Типичная мезодерма при своём формировании делится на сегменты — будущие сомиты (рис. 7, *Д*, *Е*, *6*). Самые передние из них сразу приобретают полость (миоцель, часть целома), как бы выхватывая её из полости кишки, т. е. обнаруживают энтероцельный способ формирования миоцелей (целомических полостей внутри сомитов), такой как у иглокожих, далее назад они возникают схизоцельно (т. е. путём расщепления сплошной клеточной массы). Со временем сомиты одной стороны сдвигаются на полшага назад, и возникает некоторая асимметрия, которая сохраняется пожизненно.

Нейруляция происходит под индуцирующим влиянием хордомезодермального зачатка. Значительный по площади участок эктодермы на спинной стороне зародыша, так называемая нейральная эктодерма, или нервная пластинка (рис. 7, *Ж*—*И*, *7*), погружается под кожную эктодерму, которая отделяется от неё по краям, наползает сзади вперёд и к центру, и смыкается над ней (кроме переднего конца). После этого листок нейральной эктодермы сворачивается в продольную трубку, долго сохраняющую отверстие на переднем конце (рис. 7, *Д*, *Е*, *5*). Задний её конец под прикрытием сомкнувшейся кожной эктодермы соединяется с бластопором, т. е. задним концом кишечника. Образуется нервно-кишечный канал (рис. 7, *Д*, *9*), который позже прерывается в ходе формирования хвоста.

Передний конец первичной кишки заходит на стадии нейрулы дальше конца хорды, затем он разделяется на пару передних выпячиваний, которые могут быть наилучшим образом гомологизированы с первой парой целомических полостей. Позже у личинки левая полость образует ямку Гатчека (см. рис. 9, *1*, потом переходящую на правую сторону), а правая сливается у взрослого с общим целомом. Рот закладывается у личинки (рис. 8, *8*; рис. 9, *3*) на левой стороне тела в виде кольцевого утолщения стенки первичной кишки (личинка не имеет предротовой воронки), затем прорывается и сильно увеличивается в размерах, достигая длины 6 мускульных сегментов. После этого начинает появляться первый ряд жаберных щелей — так называемые первичные жаберные щели (рис. 8, *7*; рис. 9, *4*), принадлежащие, как показывает дальнейшее развитие, левой стороне тела. Но по-

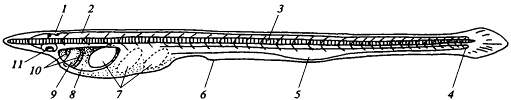


Рис. 8. Личинка ланцетника на стадии трех жаберных щелей, начавшая кормиться при помощи слизевого фильтра. Вид слева:

1 — невропор; *2* — нервная трубка; *3* — хорда; *4* — анальное отверстие; *5* — кишка; *6* — зачаток метаплевральной складки; *7* — жаберные щели; *8* — ротовое отверстие; *9* — зачаток эндостиля; *10* — колбовидная железа; *11* — ямка Гатчека

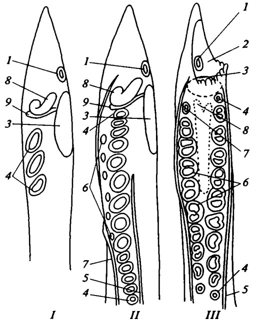


Рис. 9. Последовательные стадии развития ланцетника. Вид с брюха:

1 — личинка (см. рис. 8); *II*, *III* — начало метаморфоза; *1* — ямка Гатчека; *2* — предротовая воронка; *3* — ротовое отверстие; *4* — первичные жаберные щели; *5* — левая метаплевральная складка; *6* — вторичные жаберные щели; *7* — правая метаплевральная складка; *8* — эндостиль; *9* — колбовидная железа

началу они располагаются справа, первая из них — против ротового отверстия. Поэтому передний конец тела личинки пронизан широким окном. Специальные венчики ресничек вызывают движение воды через него — широкий поперечный поток, а открывающаяся немного впереди ротового отверстия временная железа, называемая колбовидной (рис. 8, *10*), перегораживает его продольно ориентированной пеленой слизи. Эта слизь выхватывает из потока воды взвешенные микроскопические частицы и несёт их в кишечник.

Таким образом, у ранней личинки, которая плывет за счёт мерцательного эпителия покровов, уже включается питание при помощи слизевого фильтра. Плывущая планктонная личинка вращается около своей продольной оси по часовой стрелке, если смотреть сзади.

Прорываются новые первичные жаберные щели, количество их достигает 14, а в период метаморфоза выше их на правой стороне тела возникает ряд из восьми вторичных (по-настоящему правых) щелей. Постепенно первая первичная щель и последние пять закрываются, оставшиеся восемь переползают на левую сторону, устанавливается неполная билатеральная симметрия. Вблизи рта, по соседству с колбовидной железой, формируется компактное слизевое поле, с которым сливается остаток колбовидной железы. Это эндостиль (рис. 8, *9*; рис. 9, *8*), который смещается назад, продольно вытягиваясь между двумя рядами жаберных щелей. В последующем онтогенезе возникают третичные жаберные щели, формирующиеся на обеих сторонах.

Метаплевральные складки (рис. 9, *II*, *III*, *5*, *7*) появляются сперва на правой стороне тела, потом на левой. На их медиальной поверхности возникают дополнительные складки (в виде карнизов), которые встречаются и срастаются на средней линии. Первоначально атриальная полость — это длинный и узкий выстланный эктодермой канал, но позже он расширяется за счёт боковых выпячиваний (вместе с расширением в дорсальном направлении жаберных щелей), образующих подавляющую часть объёма дефинитивной (окончательно сформированной) полости. На дорсальном краю каждой жаберной щели отрастает язычок, или вторичная перегородка, в результате чего количество щелей быстро удваивается.

ПОДТИП ОБОЛОЧНИКИ (TUNICATA), ИЛИ ЛИЧИНОЧНОХОРДОВЫЕ (UROCHORDATA)

Оболочники — группа исключительно морских животных, объединяющая, по современным представлениям, свыше 2100 видов. Большинство из них — одиночные или колониальные сидячеприкрепленные формы. Они широко представлены практически во всех морях и океанах, населяя как прибрежные воды Мирового океана, так и большие глубины. Их распространение ограничено лишь требованиями к уровню солёности воды — не ниже 30 ‰. Свободноплавающие колониальные формы держатся обычно на небольшой глубине, а мелкие одиночные — входят в состав океанического планктона.

Оболочники были известны еще Аристотелю под названием Thetya, но их углубленное изучение началось лишь в XVII в. Положение этих существ в системе животных еще долгое время оставалось неясным. К. Линней относил одиночных асцидий к моллюскам, а колониальные формы объединял в отдельную группу Zoophyta. Он обозначал оболочников названием Acephala (Безголовые) и не знал, к кому их относить. Однако в 1816 г. Ж. К. де Савиньи и Ж. Б. Ламарк, установив анатомическое сходство всех известных к тому времени оболочников, выделили их в отдельный класс, который Ламарк назвал Tunicata на основании присущего этим животным специфического наружного покровного слоя — туники. Через полвека (1868—1871) самый молодой, 21-летний, профессор Петербургского университета А. О. Ковалевский, изучая эмбриональное развитие оболочников, доказал, что их следует относить к хордовым по наличию у личинок этих животных типичного плана строения и всех трёх специфических для хордовых животных признаков, т. е. хорды, трубчатой центральной нервной системы эктодермального происхождения и жаберных щелей. Именно исследования А. О. Ковалевского стимулировали интенсивное изучение оболочников, по которым теперь накоплена огромная литература.

В современной систематике подтип Tunicata разделяют на три класса:

1. Класс Асцидии (Ascidiae).
2. Класс Сальпы (Salpae).
3. Класс Аппендикулярии (Appendiculariae).

КЛАСС АСЦИДИИ (ASCIDIAE)

Асцидии наиболее разнообразны, у них наилучшим образом выражены характерные черты подтипа, и поэтому его рассмотрение лучше всего начать именно с них.

Асцидии — это морские животные с мешковидной формой тела (рис. 10), за немногими исключениями сидячие, во взрослом состоянии прочно прикреплённые основанием к субстрату. На верхнем конце тела расположены два отверстия, *сифоны*, каждый из которых снабжён короткой горловиной. Более крупный, вершинный сифон называется *ротовым* (рис. 10, *9*), а расположенный на переходе к боковой поверхности тела — *клоакальным* (рис. 10, *6*). Билатеральная симметрия во внешней форме тела несколько замаскирована, но внутреннее строение взрос-

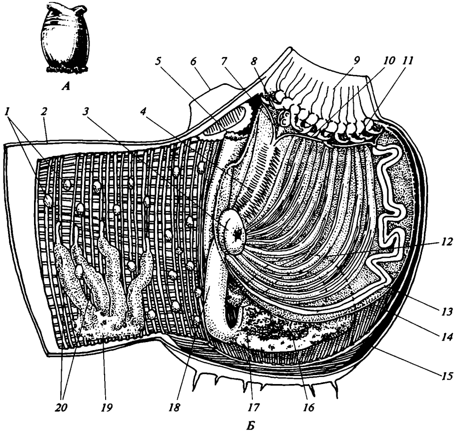


Рис. 10. Асцидия *Halocynthia aurantium*:

А — общий вид; *Б* — особь, вскрытая с правой стороны; правая половина мантии отвёрнута, правая стенка глотки удалена; *1* — почки накопления; *2* — туника; *3* — отверстие пищевода; *4* — наджаберная пластинка; *5* — анальное отверстие; *6* — клоакальный сифон; *7* — нервный ганглий; *8* — подмозговая железка; *9* — ротовой сифон; *10* — окологлоточное кольцо; *11* — щупальца ротового сифона; *12* — кишечник; *13* — эндостиль; *14* — глотка; *15* — мантия; *16* — «печень»; *17* — желудок; *18* — пищевод; *19* — семенники; *20* — яичники

лой асцидии и особенно сравнение с анатомией личинки (см. ниже) позволяют её распознать с полной ясностью. При этом спинной стороной тела нужно считать область, которая начинается от промежутка между клоакальным и ротовым сифонами и тянется до подошвы.

Покровы асцидий представлены *кориумом* и *эпидермисом*; последний построен весьма специфично — снабжен гибким, но прочным и нередко толстым наружным слоем, так называемой *туникой* (оболочкой; рис. 10, *2*). Эта оболочка состоит из особого *полисахарида туницина*, химически близкого к растительной клетчатке. Туницин выделяется клетками эпидермиса, которые могут поодиночке или группами погружаться в него, сохраняя своими отростками или даже через особые кровеносные сосуды связь с основным слоем эпидермиса. Эти клетки придают тунике свойства ткани, например, способность к разнонаправленному росту, благодаря чему её структура и рельеф поверхности весьма разнообразны и зачастую очень сложны. В частности, она формирует отростки для надёжного крепления к субстрату.

Под кожей в стенке мешковидного тела асцидии расположены слои *мускульных пучков*, как правило два. У *Halocynthia* наружный слой образован кольцевыми волокнами, а внутренний — продольными. Вместе с кожей эта мускулатура образует *мантию* (рис. 10, *15*), под которой простирается *атриальная полость*.

Взрослая асцидия лишена осевого скелета, опорную функцию, как правило, выполняет *туника*, которая поддерживает определенную форму тела.

Пищеварительная система начинается *ротовым сифоном*, ведущим в обширную *глотку*. Сифон окружен сильной *кольцевой мышцей*, способной плотно замыкать его; в зажатом состоянии отверстие сифона выглядит как крестовидная щель. Как и у ланцетника, вода входит в глотку через ротовое отверстие, в глубине которого расположен *венчик чувствительных щупальцев* (рис. 10, *11*). *Глотка* (рис. 10, *14*) представляет собой тонкостенный ажурный мешок, уложенный глубокими складками и пронизанный бесчисленными микроскопическими отверстиями, так называемыми *стигмами*. Они возникают в ходе развития благодаря многократному делению *жаберных щелей* тонкими вертикальными и горизонтальными перегородками. *Глотка* подвешена к внутренней поверхности мантии многочисленными короткими тяжами, *спайками*, пересекающими атриальную полость.

Изнутри глотка покрыта сплошным слоем *слизи*, которая под действием мерцательного эпителия непрерывно течёт к её спинной стороне. Мерцательные клетки, обращенные в отверстия стигм, гонят воду из глотки в атриальную полость, откуда она выходит наружу через *клоакальный сифон*. Ток воды, поступающей в глотку через ротовой сифон, создается почти исключительно этими клетками, которые формируют в глотке разряжение в 0,3 — 2,0 мм водяного столба. Однако и при таком небольшом разрежении асцидии из рода *Ciona* с длиной тела до 15 см способны прокачивать через глотку до 3 л воды в час, отцеживая взвешенные в воде организмы размером от 1 — 2 до 200 мкм. Ажурность стенки глотки позволяет ей сочетать устойчивость сплошного слоя слизи (*слизевого фильтра*) со значительной величиной его площади, которая дополнительно увеличена благодаря складчатости стенки.

Отверстие *пищевода* (рис. 10, *3*) располагается на спинной стороне глотки (т. е. ниже *клоакального сифона*), от него по дну и затем по брюшной стенке глотки к *ротовому отверстию* поднимается *эндостиль* (рис. 10, *13*), который предстает

в виде пары валиков, разделённых глубокой щелью. Это желобок с высокими бортиками, которые соприкасаются, практически замыкая канал. В глубине желобка его стенки образованы несколькими продольными *рядами жгутиковых* и *железистых клеток*, среди которых один (парный) ряд представляет особый интерес. Его основной секреторный продукт — протеины, которые затем участвуют в формировании *йодированного тирозина*.

Эндостиль, извиваясь серпантином, поднимается к *ротовому отверстию*, где дает начало двум мерцательным бороздкам, которые обрамляют изнутри ротовой сифон и тем самым формируют *окологлоточное кольцо* (рис. 10, *10*). От места встречи бороздок на спинной стороне к входу в *пищевод* спускается *наджаберная* (или спинная) *пластинка* (рис. 10, *4*), усаженная одним или двумя рядами тонких и коротких *язычков*, также покрытых мерцательным эпителием. На ней слизь, насыщенная добычей — отфильтрованными из воды микроскопическими частицами, скручивается в жгут и препровождается в *пищевод*, отверстие которого окружено несколько асимметричным (фактически спиральным) валиком. Складки глотки, количество которых используется как систематический признак, спускаются от окологлоточного кольца к отверстию пищевода.

Пищевод (рис. 10, *18*) представляет собой довольно толстую трубку, которая проходит вдоль стенки глотки к основанию тела. Там пищевод переходит в объёмистый *желудок* (рис. 10, *17*), тёмные утолщённые стенки которого (условно называемые «печенью») содержат железистые клетки, выделяющие слизь и пищеварительные ферменты. В их числе присутствуют амилаза, инвертаза, небольшие количества липазы и протеаза трипсиновой группы. Усвоение продуктов внеклеточного пищеварения осуществляется в коротком *кишечнике* (рис. 10, *12*), который расположен в *атриальной полости* левее глотки. Он тянется закруглённым зигзагом в сторону *клоакального сифона*, не доходя которого свободно оканчивается *анальным отверстием* (рис. 10, *5*).

Нервная система у взрослой асцидии выражена очень слабо. Она представлена несколькими тонкими нервами и единственным *нервным ганглием* (рис. 10, 7), который прилегает снаружи к стенке глотки в промежутке между сифонами. На внутренней поверхности глотки в этом месте располагается *подмозговая* (*субневральная*) *железка* (рис. 10, *8*), которая представляет собой прозрачное студенистое возвышение, образованное завитками мерцательной бороздки и снабжённое узким идущим в глубину каналом. Эту структуру принято гомологизировать с гипофизом и воронкой позвоночных животных. Полагают, что здесь это ловушка для *сперматозоидов* (своего вида). Экспериментально показано, что при их попадании в воронку *подмозговой железки нервный ганглий* стимулирует созревание и выделение собственных *яйцеклеток*, одновременно останавливая процесс питания (убирая слизевой фильтр).

По краям сифонов располагаются *купулярные органы* — механорецепторы, более многочисленные у клоакального сифона.

Считалось, что у асцидий нервная система способна реагировать только на внешние раздражители и лишена спонтанной активности, характерной для позвоночных. Однако на примере *Ciona* показано, что в норме тело асцидии регулярно сокращается каждые 5—8 мин, чему приписывали сугубо очистительное — «гигиеническое» — назначение. Но, как было замечено, при отсутствии пищевой взвеси в воде тело голодной асцидии сокращается через каждые 1—2 мин, что, по-видимому, ускоряет суммарное пропускание воды через глотку.

Кровеносная система у асцидии незамкнутая, т. е. кровь заполняет не только сосуды, но и межклетники, *лакуны*. Имеется *сердце*, которое у *Halocynthia aurantium* располагается под желудком и представляет собой простую изогнутую трубку. Она соединяется с системой кровеносных лакун — производных бластоцеля (т. е. полости бластулы), не имеющих собственной эндотелиальной выстилки. Перистальтические сокращения сердечной мышцы прокачивают кровь поочередно то вверх (к лакунам глотки), то вниз (к стенкам желудка и кишечника). Таким образом, верхние и нижние кровеносные сосуды поочерёдно играют роль то артерий, то вен. Капилляры и клапаны в кровеносных сосудах оболочников отсутствуют. Смена направления сердечных сокращений происходит через каждые 2—3 мин благодаря двум центрам автоматии, расположенным по концам сердечной трубки.

Выделительная система у асцидии очень своеобразна — она представлена *почками накопления* (рис. 10, *1*), которые прикреплены к внутренней поверхности *мантии* и свешиваются в *атриальную полость* в виде мелких сероватых мешочков. В соответствии со своим названием эти органы не выводят изымаемые из внутренней среды организма вещества, а накапливают их в концентрированном виде. Ещё имеется крупная беловатая конкреция (в основном мочевая кислота), которая находится непосредственно при сердце в специальном «почечном» мешке.

Репродуктивная система. Асцидии гермафродиты, их гонады располагаются на стенках атриальной полости. *Яичники* (рис. 10, *20*) примыкают изнутри к мантии в виде вертикальных желтых колбасок, двумя группами по 4 штуки. Тонкая горловина на верхнем конце *яичника — яйцевод. Семенники* (рис. 10, *19*) облепляют основания *яичников* и нижний участок *кишки* белыми и очень мелкими продолговатыми зёрнами. Каждая особь функционирует поочередно в качестве самца или самки в зависимости от количества и качества гамет в окружающей среде. В частности, как указано выше, при попадании в ротовой сифон *сперматозоидов* своего вида *нервный ганглий* вызывает овуляцию и прерывает деятельность слизевого фильтра. Тем самым открывается возможность проникновения сперматозоидов сквозь *стигмы глотки* в *атриальную полость*, где происходит оплодотворение яйцеклеток и развитие зигот.

Личинка асцидии. В *атриальной полости* матери *зигота* дробится и формирует *личинку* (рис. 11), которая не питается и живёт лишь за счёт материала *яйцеклетки*. В строении личинки ясным образом воплощена общая схема организации хордового животного. Её тело четко подразделено на округлое, немного вытянутое *туловище* (рис. 11, *7*) и длинный тонкий *хвост* (рис. 11, *11*). В хвосте обнаруживаются чёткие признаки *сегментации*, хотя мускульные сегменты включают всего по несколько мышечных клеток. Имеется *хорда* (рис. 11, *10*), также весьма ограниченного клеточного состава. Наконец, над хордой располагается *нервный тяж* (*трубка*; рис. 11, *9*) точно так же, как и спинной мозг у ланцетника. Благодаря такому устройству хвоста личинка асцидии способна к *ундуляционному плаванию* и действительно проплывает десятки метров, прежде чем осесть на грунт и превратиться в новую сидячую асцидию.

Как и ланцетник, личинка асцидии не имеет головы, но её *центральная нервная система* образует *полое расширение* (рис. 11, *5*) на переднем конце, более впечатляющее, чем у ланцетника. Этот *мозговой пузырь* асимметричен; в его левой части развит узкий *канал*, который ведет в ротовую полость и представляет со-

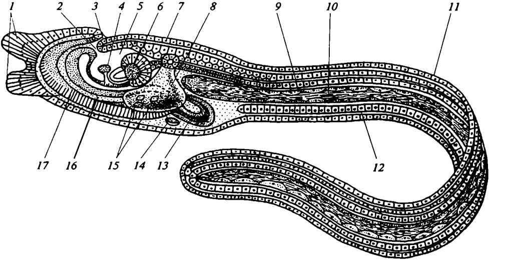


Рис. 11. Личинка асцидии:

1 — «присоска» для фиксации на грунте; *2* — невропор; *3* — ротовое отверстие; *4* — статоцист; *5* — головное расширение нервной трубки; *6* — глазок; *7* — туловище; *8* — зачаточная атриальная полость; *9* — нервная трубка; *10* — хорда; *11* — хвост; *12* — мускулатура хвоста; *13* — кишка; *14* — сердце; *15* — жаберные щели; *16* — полость глотки; *17* — эндостиль

бой остаток *невропора* (рис. 11, *2*). В правой части мозгового пузыря размещены *глазок* и *статоцист*. *Глазок* (рис. 11, *6*) включает несколько пигментных клеток, несколько светочувствительных и подобие хрусталика из трех прозрачных клеток. *Статоцист* (рис. 11, *4*) напоминает по виду гриб с утяжеленной (минерализованной) шляпкой и воротничком у основания гибкой ножки, чувствительным к наклону грибка под влиянием силы тяжести. Таково навигационное вооружение расселяющейся личинки, позволяющее ей плыть по определенной траектории (немного вверх, затем, в течение основного времени, горизонтально и, наконец, вниз) и выбирать место прикрепления с учетом его освёщенности.

Впереди от «*мозга*» на спинной стороне туловища размещено *ротовое отверстие* (рис. 11, *3*), ведущее в *глотку* с несколькими *жаберными щелями* (рис. 11, *15*) продолговатой формы. Глотка продолжается тонкой изогнутой, слепо оканчивающейся *кишкой* (рис. 11, *13*). *Атриальная полость* (рис. 11, *8*) возникает в виде двух симметричных *впячиваний эктодермы*, в которые на каждой стороне открываются жаберные щели. От глотки отпочковывается пара маленьких пузырьков — *целомических полостей*, представляющих собой зачаток *сердца* (рис. 11, *14*).

На переднем конце туловища заметно утолщение кожи с несколькими сосочками. Это *присоска* (рис. 11, *1*), при помощи которой личинка прикрепляется на выбранном месте.

После оседания личинки на грунт начинается *регрессивный метаморфоз*. Рассасывается *хвост*, сливаются между собой *атриальные полости* (рис. 12, *10*), как и их отверстия, в общую полость открывается концом *кишечник* (рис. 12, *14*). Разрастается *глотка* (рис. 12, *2*), прорываются новые *жаберные щели*, и все они

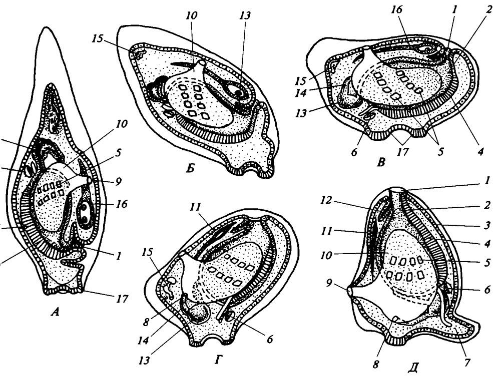


Рис. 12. Схема метаморфоза асцидии:

А—Д — последовательные стадии; *1* — ротовое отверстие и ротовой сифон; *2* — глотка; *3* — мантия; *4* — эндостиль; *5* — жаберные щели; *6* — сердце; *7* — зачаток столона; *8* — анальное отверстие; *9* — атриопор и клоакальный сифон; *10* — атриальная полость; *11* — нервный ганглий; *12* — зачаток подмозговой желёзки; *13* — желудок; *14* — кишечник; *15* — рудимент хвоста; *16* — рудимент нервной трубки; *17* — присоска

разделяются на множество *стигм*. Центральная нервная система редуцируется, от неё остается только *нервный ганглий* (рис. 12, *11*), на месте невропора формируется *подмозговая желёзка* (рис. 12, *12*).

Наконец, совершается широкий разворот внутренностей в мантийной полости (более чем на 90°), при котором *ротовой сифон* (рис. 12, *1*) перемещается на противоположный конец тела по отношению к бывшей присоске.

Бесполое размножение. Среди асцидий широко распространен *метагенез*, т. е. чередование полового и бесполого размножения. Бесполое размножение выглядит как *почкование*.

Источником формирования *почек*, из которых развиваются новые особи, служит почкородный *столон* (рис. 12, *7*) — стебелёк, растущий из тела взрослой асцидии или даже личинки и содержащий в себе представительство различных органов асцидии. Впрочем, иногда при формировании новых особей строгое соответствие тканей нарушается.

Размножение почкованием привело к возникновению многих *колониальных форм* сидячих асцидий (*синасцидий*) с закономерным размещением отдельных особей в общей студенистой тунике, обладающей у представителей этого класса,

как уже сказано, довольно широкими формообразовательными потенциями. В некоторых случаях участники колонии (зооиды) образуют кольцевые группы, при этом их клоакальные сифоны открываются в общую нишу, расположенную внутри кольца.

Асцидии располагают и иным средством прокачивания воды — достаточно сильной *мускулатурой мантии*. Известны асцидии, которые формируют свободно плавающие *колонии* в виде толстостенных *пробирок*, в полость которых открываются все клоакальные сифоны. Одновременное сокращение мантийных мышц порождает энергичное выбрасывание воды из отверстия пробирки с хорошо выраженным реактивным эффектом. Синхронизация движений обеспечена прочными нитями, проходящими в общей студенистой тунике, и механорецепторами, воспринимающими их рывки. Эти колониальные асцидии названы *пиросомами*, или *огнетелками* (Pyrosomata), поскольку они способны светиться благодаря симбиотическим бактериям.

КЛАСС САЛЬПЫ (SALPAE)

В реактивном движении с использованием *мышц мантии* специализированы свободно плавающие оболочники, относящиеся к классу Сальпы. Среди них более примитивными могут считаться *бочёночники* (Cyclomyaria; рис. 13), поскольку они сохраняют некоторые особенности, характерные и для асцидий. В частности, для них характерна *хвостатая личинка* (рис. 13, *В*). Правда, реально она не плавает, поскольку всё развитие проходит в яйце. Для свободно подвижных животных отказ от плавающей личинки вполне понятен.

Тело бочёночника (рис. 13, *А*) имеет форму короткого цилиндра, несколько вздутого в средней части, широко открытые *сифоны* (рис. 13, *А*, *17*, *5*) занимают противоположные позиции по его концам. Мышцы мантии представлены только восемью опоясывающими тело замкнутыми *обручами* (рис. 13, *А*, *16*), при синхронном сокращении которых вода выбрасывается из *клоакального сифона* (рис. 13, *А*, *5*) и обусловливает реактивное движение. Занимающая переднюю часть цилиндра *глотка* (рис. 13, *А*, *15*) отделена от *атриальной полости* (рис. 13, *А*, *4*) косой перегородкой, пронизанной немногочисленными окнами, до 24 пар — *жаберными щелями* (рис. 13, *А*, *13*). Посередине этой перегородки проходит *наджаберная бороздка*, а по дну глотки — *эндостиль* (рис. 13, *А*, *14*). Несомненно, вода омывает стенки глотки интенсивнее, чем это достижимо за счёт мерцательного эпителия. Можно говорить о более активном образе жизни представителей этого класса, чем у асцидий и ланцетника.

В размножении бочёночников правильным образом чередуются половое и бесполое поколения. Из оплодотворенного *яйца* в яичнике *половой формы* развивается *личинка* (рис. 13, *В*) с коротким сегментированным *хвостом* (рис. 13, *В*, *26*), которая вскоре проходит *метаморфоз* и образует взрослое животное, приступающее к сбору корма. По достижении этой *бесполой особью* (рис. 13, *Б*) определённых размеров на её теле образуются два выроста — *брюшной* и *спинной столоны* (рис. 13, *Б*, *22*, *21*). Клетки меньшего, брюшного столона интенсивно делятся и формируют мелкие *почки* (рис. 13, *Б*, *18*), зародыши членов будущей колонии. Спинной столон, длинный и толстый, пронизан внутри парой *сосудов*, по которым циркулирует *кровь*. Упомянутые *почки* отшнуровываются от

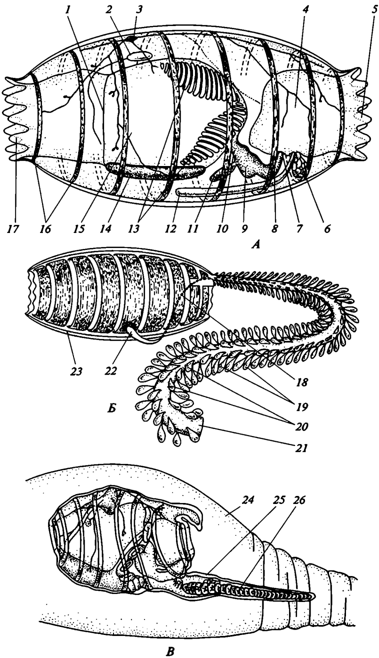


Рис. 13. Бочёночник (*Doliolus* sp.):

А — половая особь; *Б* — бесполая особь со столоном; *В* — личинка; *1* — окологлоточное кольцо; *2* — подмозговая железа; *3* — нервный ганглий; *4* — атриальная полость; *5* — клоакальный сифон; *6* — яичник; *7* — анальное отверстие; *8* — кишка; *9* — желудок; *10* — пищевод; *11* — сердце; *12* — семенник; *13* — жаберные щели; *14* — эндостиль; *15* — глотка; *16* — мышечные обручи; *17* — ротовой сифон; *18* — почки, переносимые на спинной столон; *19* — кормящие колонию зооиды; *20* — зооиды — переносчики половых особей; *21* — спинной столон; *22* — брюшной столон; *23* — тело бочёночника; *24* — яйцевая оболочка; *25* — хвост; *26* — сегментированная хорда

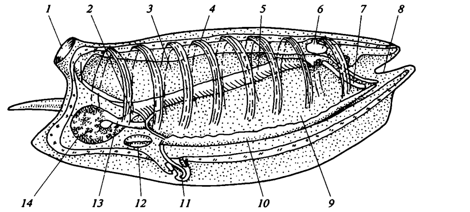


Рис. 14. Сальпа (*Salpa* sp.), бесполая особь. Вид с правого бока:

1 — клоакальный сифон; *2* — кишечник; *3* — атриальная полость; *4* — неполные мышечные кольца мантии; *5* — пара жаберных щелей с проходящей между ними наджаберной бороздкой; *6* — глаз, статоцист и нервный ганглий; *7* — окологлоточное мерцательное кольцо; *8* — ротовой сифон; *9* — полость глотки; *10* — эндостиль ; *11* — зачаток столона; *12* — сердце; *13* — пищевод; *14* — желудок

вершины брюшного столона и особыми транспортными амёбоидными клетками переносятся по боковой поверхности тела бочёночника на его спинной столон. Они прикрепляются в несколько рядов к его поверхности и здесь развиваются, поначалу получая питание по столону от материнской особи. Дальнейшая судьба отдельных особей (*зооидов*) неодинакова. Часть из них сохраняет связь со столоном; эти особи специализируются на питании, отфильтровывая корм из воды, и позже принимают на себя обеспечение потребностей всей колонии. *Зооиды* другой категории со временем отрываются и отправляются в свободное плавание, унося на себе по несколько прикреплённых *гермафродитных половых особей*, специализированных на половом размножении.

Собственно *сальпы* (Desmomyaria; рис. 14) представляют следующую ступень специализации в свободном плавании, в их организации уже не улавливаются признаки сходства с асцидиями, характерные для бочёночников. В строении их билатерально-симметричного тела более чётко различаются спинная и брюшная стороны. Спинная охвачена *неполными* поперечными мускульными *кольцами* (рис. 14, *4*), она включает *глотку* и *атриальную полость* (рис. 14, соответственно *9*, *3*), над которыми располагается *нервный ганглий* с *глазком* и *статоцистом* (рис. 14, *6*). Имеется всего одна пара *жаберных щелей* (рис. 14, *5*), которые тянутся вдоль спинной стенки глотки по бокам от *наджаберной бороздки*. В брюшной части тела размещены остальные внутренние органы — *кишечник*, *сердце* (рис. 14, соответственно *2* и *12*), *гонады*. Семенник созревает раньше, чем яичник, поэтому самооплодотворение невозможно. Единственная *яйцеклетка* после оплодотворения претерпевает прямое развитие, хотя развившаяся из неё особь сохраняет остаток избыточного эмбрионального материала в виде маленького комочка, так называемого *элеобласта*. Молодая сальпа выходит наружу, разрывая стенки тела материнской особи, которая при этом погибает. Родившаяся *бесполая особь* формирует *столон* (рис. 14, *11*) с периодически расположенными вздутиями — *почками*, из которых развиваются новые половые формы.

КЛАСС АППЕНДИКУЛЯРИИ (APPENDICULARIAE)

В классе Сальпы наблюдается утрата свободно плавающей личинки и обязательный метагенез с эффективным бесполым размножением, эволюция данного класса шла в диаметрально противоположном направлении: коренными особенностями своей организации *аппендикулярии* наиболее близко напоминают *личинок асцидий*, а бесполое размножение у них не встречается.

Аппендикулярии — очень мелкие существа, длина их тела не превышает сантиметра. Их тело состоит из яйцевидного в профиль, но сплющенного с боков *туло-*

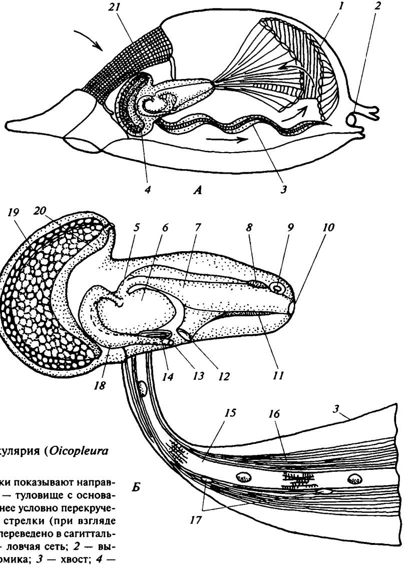


Рис. 15. Аппендикулярия (*Oicopleura* sp.). Вид справа:

А — в домике, стрелки показывают направление тока воды; *Б* — туловище с основанием хвоста; последнее условно перекручено против часовой стрелки (при взгляде сзади) и тем самым переведено в сагиттальную плоскость; *1* — ловчая сеть; *2* — выходное отверстие домика; *3* — хвост; *4* — расположение аппендикулярии внутри домика; *5* — пищевод; *6* — желудок; *7* — глотка; *8* — нервный ганглий; *9* — статоцист; *10* — ротовое отверстие; *11* — эндостиль; *12* — жаберная щель; *13* — анальное отверстие; *14* — сердце; *15* — хорда; *16* — мускулатура; *17* — спинной нервный тяж; *18* — кишка; *19* — яичник; *20* — семенник; *21* — сетка входного отверстия домика

вища и длинного лентовидного *хвоста*, содержащего *хорду*, *мускульные клетки* и *нервный тяж* (рис. 15, *Б*, соответственно *15*, *16* и *17*) в согласии с характерной для хордовых животных схемой. Но только *хвост* у основания перекручен влево на 90°, так что лежит во фронтальной (горизонтальной) плоскости, а колебания совершает в направлении сверху вниз (т. е. в сагиттальной плоскости). Далее, аппендикулярии не имеют *туницина*, вместо него покровы выделяют довольно густую *слизь*, из которой строится *домик* определенной формы и сложного внутреннего устройства. Домик строится, так сказать, автоматически, под влиянием одной лишь секреторной активности клеток эпидермиса. Тонкие механизмы, ответственные за его формирование, не изучены. Достаточно обширное внутреннее пространство домика позволяет животному размещаться в нем целиком, подвернув хвост вниз и вперёд, и при помощи его ундуляционных движений поддерживать интенсивный ток воды. Вода втягивается в *домик* (рис. 15, *А*) через парные *входные отверстия*, затянутые *сеткой* (рис. 15, *А*, *21*) из нитей загустевшей слизи, и изгоняется через *выходное отверстие* (рис. 15, *А*, *2*), расположенное на его задней стороне. Реакция этой струи обусловливает поступательное движение животного. Внутри домика поток направлен сквозь густую *ловчую сеть* (рис. 15, *А*, *1*) воронкообразной формы, на поверхности которой осуществляется *фильтрация*. Выход воронки расположен перед *ротовым отверстием* (рис. 15, *Б*, *10*), куда и направляется улов с фильтра. Ротовое отверстие ведёт в *глотку* (рис. 15, *Б*, *7*); *жаберных щелей* (рис. 15, *Б*, *12*) только одна пара, что понятно, поскольку они не вовлечены в процесс фильтрации. Атриальная полость отсутствует. Сетки входных отверстий довольно скоро засоряются, тогда аппендикулярия резкими ударами хвоста разрушает *домик* и примерно за 20 мин строит новый.

Оплодотворение *яйцеклеток* происходит в *яичнике* (рис. 15, *Б*, *19*), формирующиеся личинки покидают его, разрывая стенки тела материнской особи, которая при этом погибает.

Как упоминалось ранее, есть основания считать *сальп* продуктом эволюции асцидий по линии использования мускулатуры мантии для перемещения в воде. Это позволило им освоить *пелагический* образ жизни, но упразднило значение *расселительной стадии* онтогенеза, роль которой у *асцидий* исполняет *личинка*. Кардинально изменились также возможности поддержания потока воды через глотку и количественные показатели этого потока, что, по-видимому, и привело к резкому преобразованию глотки с уменьшением количества жаберных щелей до двух. *Аппендикулярий* выводят из асцидий, рассматривая их в качестве неотенических личинок. Действительно, личинки аппендикулярий весьма близки по строению к личинкам некоторых асцидий, у которых, кстати, хвост также повёрнут около своей оси и располагается в горизонтальной плоскости.

ТИП ПОЛУХОРДОВЫЕ (HEMICHORDATA)

Полухордовые — это одиночные или колониальные морские беспозвоночные, ведущие роющий, прикреплённый или полуприкреплённый образ жизни. Их тело подразделяется на три или четыре отдела: хоботный, воротниковый, туловищный и хвостовой (иногда хвостовой отдел имеется только у ювенильных особей, а у взрослых он редуцирован). Рот располагается на границе хоботного и воротникового отделов.

Передняя часть пищеварительного тракта образует направленный вперёд предротовой дивертикул (выпячивание) — стомохорд, который состоит из вакуолизированных клеток кишечника и выполняет опорную функцию. В туловищном отделе кишечник соединён с внешней средой отверстиями, которые представляют собой жаберные щели. В туловищном отделе располагаются гонады. Многие полухордовые имеют личинку, которая ведёт планктонный образ жизни и очень похожа на личинок иглокожих.

В состав типа Полухордовые входят два класса: Кишечнодышащие (Enteropneusta) и Крыложаберные (Pterobranchia). Они сильно различаются по организации и образу жизни, поэтому мы рассмотрим их отдельно.

КЛАСС КИШЕЧНОДЫШАЩИЕ (ENTEROPNEUSTA)

В состав класса Кишечнодышащие входит около 70 видов одиночных бентосных (т. е. обитающих на дне) морских беспозвоночных. Кишечнодышащие ведут роющий образ жизни. Обычно они строят в грунте U-образные норки (иногда ход норки при этом ещё и спирально закручен). Подавляющее число видов обитают на мелководьях (в том числе и на приливно-отливной полосе). Большинство видов имеют в длину от 10 до 40 см, хотя известны виды с очень длинным телом. Так, обитающий у тропических берегов Северной и Южной Америки *Balanoglossus gigas* достигает размеров 2,5 м при длине U-образных норок более 3 м. Тело кишечнодышащих окрашено в оливковый или коричневый цвет, но часто встречаются виды оранжевого или красного цвета.

У берегов России кишечнодышащие встречаются в северных и дальневосточных морях, однако видовой состав их не изучен. В Белом и Баренцевом морях обычен *Saccoglossus mereschkowskii* — небольшой червячок ярко красного цвета, обитающий на глубине 5—10 м на илистых грунтах.

Тело взрослых кишечнодышащих разделено на три отдела (рис. 16). Самый передний отдел — *хобот* — представляет собой мускулистый конический или уплощенный предротовой придаток, соединённый с телом тонким, но прочным и жёстким стебельком, который расположен со спинной стороны ото рта. Большое ротовое отверстие имеет форму полумесяца и располагается на границе между хоботом и вторым отделом — *воротником*. Воротник имеет форму цилиндрической муфты, охватывающей основание хобота. *Туловище* — самый длинный отдел тела, который подразделён на три подотдела. Самый передний бранхиогенитальный подотдел несёт жаберные щели и гонады. У представителей ряда родов (*Balanoglossus*, *Ptychodera* и др.) этот подотдел характеризуется наличием латеральных или генитальных крыльев — продольных складок, которые отходят от боковых сторон тела и загибаются на спинную сторону.

Следующий, печёночный подотдел несёт на поверхности многочисленные отростки, которые названы печёночными и куда изнутри внедряются выпячивания кишечника. Кишечный подотдел тянется до конца туловища и заканчивается анальным отверстием.

Кишечнодышащие имеют однослойный эпидермис, образованный ресничными и железистыми клетками. Одноклеточные эпидермальные железы выделяют слизь, которая укрепляет стенки норки и облегчает скольжение животного в толще грунта. Железистых клеток в составе эпидермиса особенно много на хоботе и воротнике.

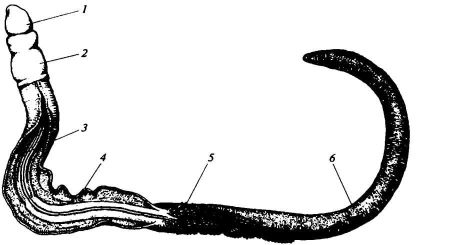


Рис. 16. Внешний вид представителя кишечнодышащих *Balanoglossus aurantiacus*. Вид со спинной стороны (по E. Ruppert, R. Fox, 1988):

1 — хобот; *2* — воротник; *3* — отверстия жаберных мешков; *4* — генитальные крылья; *5* — печёночные выросты; *6* — кишечный подотдел

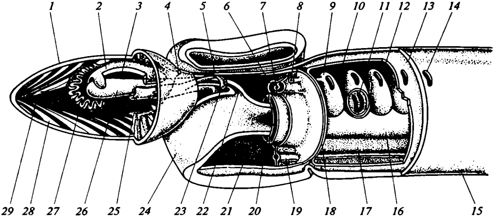


Рис. 17. Блок-схема строения переднего конца тела кишечнодышащих (по E. Ruppert, 1997, с дополнениями):

1 — хобот; *2* — перикард; *3* — сердечный синус; *4* — пора хоботного целома; *5* — нервная трубка; *6* — перигемальный целом; *7* — спинной кровеносный сосуд; *8* — целомодукт воротникового целома; *9* — первый жаберный мешок, в который открывается целомодукт воротникового целома; *10* — туловищный целом; *11* — жаберная щель; *12* — мезодермальная выстилка туловищного целома; *13* — эпидермис; *14* — наружное отверстие жаберного мешка; *15* — туловище; *16* — глотка; *17* — вентральный мезентерий; *18* — диссепимент между воротниковым и туловищным целомами; *19* — брюшной кровеносный сосуд; *20* — окологлоточный целом; *21* — воротниковый целом; *22* — вход в преоральный дивертикул; *23* — задние отростки («рожки») скелетной пластинки; *24* — рот; *25* — передняя часть скелетной пластинки; *26* — стомохорд; *27* — гломерулюс; *28* — продольная мускулатура хобота; *29* — хоботный целом

Целом кишечнодышащих подразделён на три отдела в соответствии с внешним расчленением тела и согласно общему плану строения вторичноротых животных. *Целом хоботного отдела* — непарный, вероятно, он соответствует только одной из исходно парных предротовых целомических полостей, а именно левой; у большинства кишечнодышащих он открывается во внешнюю среду единственной порой, которая располагается на спинной стороне слева (рис. 17). Правый предротовой целом у кишечнодышащих, как полагают, превратился в замкнутый перикард, располагающийся в задней части хоботного отдела.

Целом воротникового отдела представлен парными полостями; они связаны с внешней средой парными каналами — целомодуктами, которые начинаются ресничными воронками (рис. 17, *6*), проходят в туловищный отдел и открываются в передние жаберные мешки.

Туловищный целом простирается на всю длину туловища. Он поделён продольной вертикальной брыжейкой (мезентерием) на правую и левую половины. Целомодукты туловищного целома представляют собой протоки гонад и открываются на спинной стороне генитальных крыльев.

Мезодермальная стенка полости тела образует сложную систему мышечных пучков — продольных, кольцевых и радиальных. Наиболее развитая мускулатура характерна для хоботного и передней части туловищного отделов.

Кишечнодышащие — относительно малоподвижные животные. Для них характерна так называемая перистальтическая локомоция. Она основана на взаимодействии мускулатуры стенки тела и заполняющего его полости содержимого, которое играет при этом роль жидкого скелета (гидроскелета) кишечнодышащих. При движении в толще грунта хоботный отдел утоньшается и удлиняется — его растягивает находящаяся в целоме жидкость за счёт сокращения кольцевой и радиальной мускулатуры (жидкости несжимаемы!). Тонкий передний конец хобота вдавливается в грунт, затем на хоботе формируются кольцевые утолщения (за счёт сокращения продольных мышц и местного расслабления кольцевой мускулатуры), которые движутся по телу назад, а само животное при этом продвигается вперёд.

Вытесненный при этом песок склеивается слизью, выделяемой железами эпидермиса.

Песчинки образуют кольцевую муфту вокруг тела животного. Такие песчаные муфты движутся вдоль тела спереди назад за счёт перистальтики и биения ресничек клеток эпидермиса (рис. 18).

У кишечнодышащих есть и жёсткие скелетные образования, представляющие собой разрастания базальной пластинки эпителия. На границе между воротниковым и хоботным целомом (в стебельке, соединяющем хобот и воротник, и в основании хобота) за счёт клеток целомической выстилки развивается опорная ткань, напоминающая по гистологическому строению хрящ позвоночных животных. Кроме того, в толще базальной пластинки эпителия ротовой полости и стомохорда залегает Y-образный скелетный элемент. Его непарная ножка направлена вперёд и проходит через стебелёк, соединяющий хобот и воротник, а парные «рожки» проникают в воротник с двух сторон от ротовой полости (см. рис. 17, *16*). В толще базальной пластинки эпителия глотки также имеется серия скелетных элементов, которые поддерживают стенки жаберных щелей.

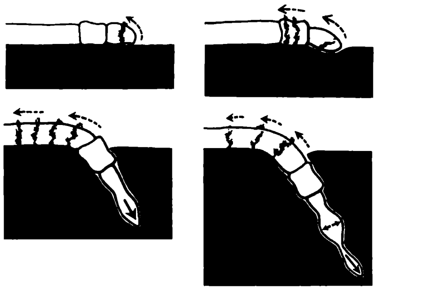


Рис. 18. Схема движения кишечнодышащего при вбуравливании в грунт (по E. Ruppert, R. Fox, 2005, с дополнениями).

Прерывистые стрелки показывают направление движения песка, сплошные стрелки — движение целомической жидкости

Изогнутое в виде полумесяца **ротовое отверстие** располагается на вентральной стороне, на границе между хоботным и воротниковым отделами. Расширенная ротовая полость занимает большую часть воротникового отдела. На спинной стороне ротовой полости имеется отверстие, ведущее в предротовое выпячивание — стомохорд (см. рис. 17, *22*). Само слово «стомохорд» (иногда этот дивертикул называют нотохордом, т. е. хордой) предполагает его функциональное и морфологическое соответствие хорде ланцетника и других хордовых. Однако как по своему строению, так и по расположению относительно других органов стомохорд сильно отличается от настоящей хорды. Поэтому многие авторы предпочитают использовать для обозначения этой структуры более нейтральное название — предротовое выпячивание (или буккальный дивертикул). Оно проходит узкой трубкой над скелетной пластинкой через стебелёк в заднюю часть хобота (см. рис. 17, *26*), здесь расширяется, образуя боковые мешки, и даёт 3—6 направленных вперёд пальцевидных выростов.

Наличие вакуолизированных эпителиально-мышечных клеток говорит об опорной функции предротового дивертикула. Его разветвления в толще мускулатуры хобота улучшают снабжение этой ткани кислородом и обеспечивают отток продуктов обмена.

Ротовая полость соединяется с глоткой, которая прободена по бокам метамерно расположенными жаберными щелями (см. рис. 17). Глотка подразделяется на дорсальную (ближнюю к спине) дыхательную часть, по которой движется вода, выходящая наружу через жаберные щели, и вентральную, по которой движутся пищевые массы (рис. 19); жаберные щели обращены к спине и в бока, т. е. дорсолатерально.

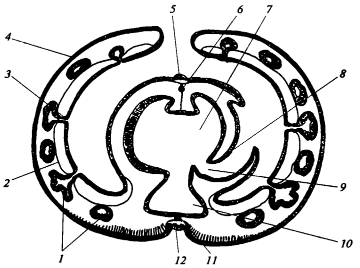


Рис. 19. Поперечный срез *Balanoglossus* sp. в области глотки (полусхематично):
1 — гонады; *2* — латеральный мезентерий; *3* — гонодукт; *4* — генитальные крылья; *5* — спинной нервный ствол; *6* — спинной кровеносный сосуд; *7* — спинная (дыхательная) часть глотки; *8* — полость жаберного мешка; *9* — жаберная щель; *10* — брюшная (пищеварительная) часть глотки; *11* — брюшной кровеносный сосуд; *12* — брюшной нервный ствол

Общее число жаберных щелей колеблется от нескольких пар (у мелких видов) до 200 и более у крупных кишечнодышащих. Оно увеличивается с возрастом животного, причём новые жаберные щели закладываются позади существующих. Сначала формируется овальное отверстие, но в процессе развития в него со спинной стороны врастает язычок, придающий жаберной щели U-образную форму. У многих форм на поздних этапах развития жаберной щели возникают поперечные мостики (так называемые синаптикулы), которые соединяют её боковые стенки с центральным язычком; в результате просвет жаберной щели становится решётчатым.

Стенки жаберных щелей и язычка поддерживаются скелетными элементами, представляющими собой утолщения базальной мембраны энтодермального эпителия глотки. Каждый скелетный элемент представляет собой как бы сегмент расчески с тремя изогнутыми зубцами (из них средний раздвоен).

Жаберные щели кишечнодышащих открываются не сразу наружу, а в лежащие метамерно жаберные мешки, которые, в свою очередь, связаны с внешней средой через жаберные поры, расположенные двумя дорсолатеральными рядами на поверхности бранхиогенитального подотдела туловища (см. рис. 17, *14*). Жаберные мешки кишечнодышащих могут рассматриваться как органы осморегуляции.

Фильтрация воды через жаберные щели осуществляется благодаря биению ресничек на боковых поверхностях язычка и жаберных щелей. Мелкие пищевые частицы при этом отбрасываются на обращённую внутрь глотки расширенную поверхность язычка, которая также несёт реснички и снабжена множеством железистых клеток. Не исключено, что кроме дыхательной функции жаберные щели кишечнодышащих служат для отфильтровывания мелких пищевых частиц.

Отфильтрованные в дорсальном канале частицы поступают в вентральный канал глотки, выстланный утолщенным реснично-железистым эпителием. Слизь, выделяемая стенками вентрального канала, склеивает частицы в пищевой шнур, который за счёт биения ресничек эпителиальных клеток продвигается в следующий отдел кишечника — пищевод. Стенка пищевода прободена двумя рядами дорсолатеральных пор. Через них из пищевого шнура отсасывается избыточная вода. Предполагается, что пищеводные поры — это упрощенные гомологи жаберных щелей.

Расположенная за пищеводом часть кишечника называется собственно кишкой. Кишка дифференцирована на переднюю, печёночную область, среднюю кишку и короткую заднюю кишку. В печёночной области кишечник образует на спинной стороне два ряда печёночных выростов, которые заходят в выпячивания стенки тела. Биением ресничек частицы пищи загоняются в печёночные выросты, фагоцитируются клетками их стенок и подвергаются внутриклеточному перевариванию.

Интересная особенность средней кишки представителей рода *Balanoglossus* и некоторых других родов состоит в наличии тяжа вакуолизированных клеток, тянущегося по брюшной стороне кишечника (так называемого пигохорда), который, вероятно, выполняет опорную функцию (рис. 20). Фекальные массы, выбрасываемые из анального отверстия, образуют горку спирально свёрнутых фекальных шнуров, состоящих из склеенного слизью грунта, прошедшего через кишечник.

Кишечнодышащие **питаются** органическими частицами, концентрирующимися в поверхностном слое осадка, — живыми (одноклеточными водорослями, простейшими, мелкими многоклеточными) и мёртвыми (частицами детрита). Сбор пищевых частиц происходит за счёт того, что они склеиваются слизью, выделяемой одноклеточными железами эпидермиса, а затем подгоняются ко рту биением ресничек. Такой механизм (его называют слизисто-ресничным) широко распространён среди беспозвоночных. Однако конкретные способы сбора пищи сильно различаются даже среди представителей кишечнодышащих. Для видов, постоянно

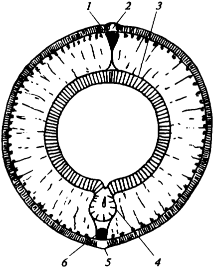


Рис. 20. Поперечный срез *Balanoglossus* sp. в задней части туловищного отдела:

1 — спинной кровеносный сосуд; *2* — спинной нервный ствол; *3* — средняя кишка; *4* — пигохорд; *5* — брюшной кровеносный сосуд; *6* — брюшной нервный ствол

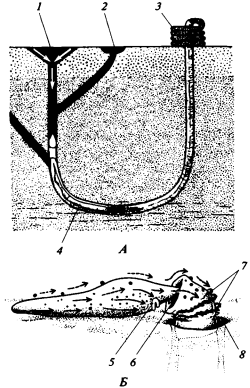


Рис. 21. Схема питания кишечнодышащих:

А — *Balanoglossus clavigerus* (по I. Hyman, 1959, с дополнениями); *Б* — *Saccoglossus* sp. (по E. Ruppert, R. Fox, 2005, с дополнениями): *1* — главная ловчая воронка (стрелки показывают направление движения грунта); *2* — дополнительная воронка; *3* — фекальные шнуры, свернутые в спираль; *4* — тело червя в трубке; *5* — предротовой ресничный орган; *6* — рот; *7* — кольца склеенных слизью несъедобных частиц; *8* — вход в трубку. Сплошные стрелки показывают путь съедобных частиц; прерывистые стрелки — путь несъедобных частиц

обитающих в толще грунта (например, представителей рода *Balanoglossus*), характерно наличие ловчей воронки на переднем конце U-образной норки (рис. 21, *А*). При этом само животное не высовывается из норки. Его хобот находится ниже дна воронки, и за счёт движений хобота, удаляющего песок из основания воронки, в неё сползает самый поверхностный, богатый органическими частицами слой осадка, который и попадает в рот баляноглоссуса.

Виды рода *Saccoglossus* питаются по-другому (рис. 21, *Б*). Эти кишечнодышащие выставляют из норки свой длинный хобот и распластывают его по поверхности осадка. Биением ресничек частицы осадка, склеенные слизью, которую выделяют эпидермальные железы, направляются ко рту.

Кровеносная система кишечнодышащих не замкнута, она представлена набором сосудов и неправильной формы щелевидных пространств (лакун), залегающих в толще базальных пластинок (мембран), разделяющих эпителии. Главные сосуды кровеносной системы проходят в толще мезентерия (брыжейки), разделяющего правый и левый целомы. Почти все сосуды кровеносной системы способны к пульсации благодаря сокращению относящихся к целомической выстилке эпителиально-мышечных клеток на поверхности сосудов.

Главные сосуды кровеносной системы кишечнодышащих — это спинной и брюшной (рис. 22). По спинному сосуду кровь течёт вперёд. Спинной сосуд тянется вдоль всего туловищного отдела, проникает в воротник и в основание хоботного отдела. Впереди спинной сосуд расширяется, формируя венозный синус, а затем (на самом переднем конце) — центральный, или сердечный, синус. Сердечный синус залегает в основании хобота между стомохордом (он примыкает к центральному синусу с брюшной стороны) и перикардом (который ограничивает его со спинной стороны) (см. рис. 17, *3*). Это и есть сердце полухордовых, которое лежит в толще базальной пластинки, разделяющей энтодермальный эпителий стомохорда и миоэпителиальные клетки перикардиального целома. Биение сердца кишечнодышащих обеспечивается сокращением эпителиально-мышечных клеток вентральной (прилегающей к синусу) стенки перикарда. Сократимые волокна

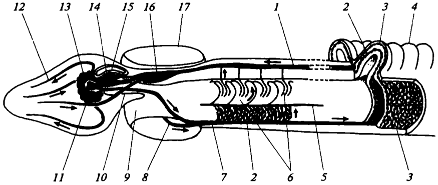


Рис. 22. Схема кровеносной системы кишечнодышащих (по van der Horst C., 1939, и E. Ruppert, 1997, с дополнениями):

1 — спинной кровеносный сосуд; *2* — кишечный кровеносный плексус; *3* — кожный кровеносный плексус; *4* — печеночные выросты; *5* — латеральный глоточный сосуд; *6* — сосуды жаберного аппарата; *7* — брюшной кровеносный сосуд; *8* — окологлоточные артерии; *9* — рот; *10* — стомохорд; *11* — левая латеральная хоботная вена; *12* — дорсальная хоботная артерия; *13* — гломерулюс; *14* — сердечный синус; *15* — перикард; *16* — венозный синус; *17* — воротник. Стрелки показывают направление движения крови

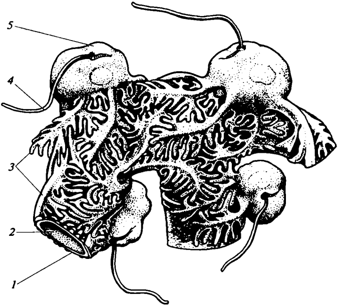


Рис. 23. Подоциты на поверхности сосудов гломерулюса (по U. Wilke, 1971, с дополнениями):

1 — базальная пластинка, образующая стенку кровеносного сосуда; *2* — просвет кровеносного сосуда; *3* — разветвления базальных отростков подоцитов; *4* — жгутик; *5* — тело подоцита

в этих клетках имеют организацию поперечно-полосатой мускулатуры. Сердце кишечнодышащих сокращается в среднем 6 раз в 1 мин.

Стенка сердечного синуса образует многочисленные слепые отростки, принимающие важное участие в осморегуляции. Они вдаются в полость хоботного целома двумя группами — справа и слева от сердца. Эти слепые выпячивания, образующие так называемый гломерулюс — клубочек (см. рис. 17), увеличивают поверхность контакта стенки сердечного синуса с целомической жидкостью. Со стороны хоботного целома его выросты одеты видоизменёнными клетками целомической выстилки — подоцитами (рис. 23). Промежутки между отростками подоцитов составляют всего 15—20 нм. Сокращения сердечного синуса нагнетают кровь в слепые сосуды гломерулюса. Вода с содержащимися в ней солями и низкомолекулярными органическими веществами проходит через базальную пластинку, а высокомолекулярные вещества (прежде всего, белки) и клетки остаются в полости кровеносной системы. Подоциты извлекают из профильтрованной через базальную пластинку жидкости (первичной мочи) часть растворённых веществ и тем самым трансформируют её во вторичную мочу, заполняющую хоботный целом. Вторичная моча выводится во внешнюю среду через непарный целомодукт хоботного отдела.

От сердечного синуса вперёд отходят две артерии: дорсальная и вентральная (см. рис. 22). Они снабжают кровью мощную мускулатуру хобота. Кровь из них возвращается по двум латеральным венам, которые впадают в венозный синус. От сердечного синуса отходят также две окологлоточные артерии, они проходят вокруг глотки и сливаются в общий вентральный сосуд, по которому кровь течёт назад.

Из вентрального сосуда кровь поступает в два кровеносных сплетения (сети мелких кровеносных лакун) — кожное, участвующее в газообмене, и кишечное, где кровь обогащается питательными веществами.

Хотя кровь кишечнодышащих не окрашена или имеет бледно-розовый цвет, её плазма содержит дыхательный пигмент, как предполагается, близкий к гемоглобину. В просвете кровеносных сосудов обнаруживаются клетки — амёбоциты.

Нервная система взрослых кишечнодышащих представлена нервной сетью (нервным сплетением), локализованной в глубине эпидермиса. Нервных ганглиев у кишечнодышащих нет, а так называемые «нервные стволы» представляют собой более или менее выраженные сгущения заключенного внутрь эпителия нервного сплетения.

В основании хобота продольные нервные стволы охвачены кольцевым сгущением нервного сплетения. В туловищном отделе залегающее в эпидермисе нервное сплетение образует два сгущения: более широкое брюшное и более узкое спинное. Они называются продольными нервными стволами. На границе хоботного и воротникового отделов имеется несколько кольцевых комиссур. По ним нервные волокна брюшного ствола переходят на спинную сторону воротникового отдела. В воротниковом отделе брюшной нервный ствол исчезает, а спинной достигает очень сильного развития. Он залегает в стенке трубки, которая образована погружённой полоской эпидермиса. Особенно утолщена брюшная стенка трубки. У некоторых видов эта трубка сохраняет просвет и открывается во внешнюю среду отверстиями (невропорами) на переднем и заднем концах воротника (см. рис. 17, *5*). Просвет нервной трубки выстлан жгутиковыми эпидермальными клетками.

У кишечнодышащих нет оформленных **органов чувств**, за исключением так называемого предротового ресничного органа на вентральной стороне основания хобота (см. рис. 21, *Б*). Он представляет собой углубление эпидермиса с длинными ресничками, окаймлённое валиком высокого эпителия. Предполагается, что он выполняет роль хеморецептора и участвует в сортировке пищевых частиц. В других участках эпидермиса кишечнодышащих рассеяны отдельные чувствующие клетки с чувствительным жгутиком на апикальном (вершинном) конце.

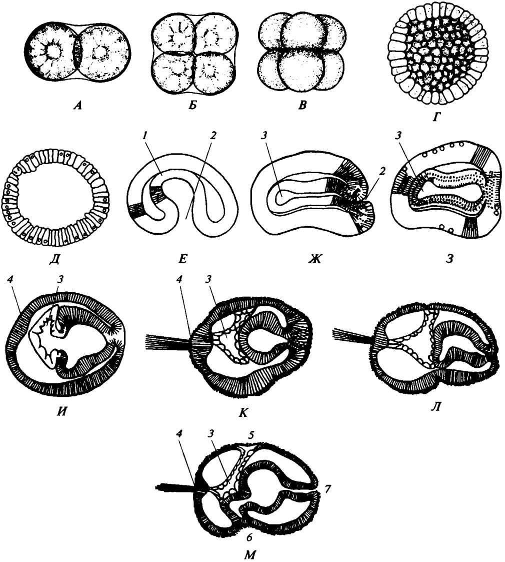


Рис. 24. Эмбриональное развитие кишечнодышащих:

А — Г — дробление яйца *Saccoglossus horstii* (по C. Burdon-Jones, 1952); *Д — З* — гаструляция у *Saccoglossus pusillus* (по B. Davis, 1909); *И — М* — формирование личинки у *Balanoglossus clavigerus* (по K. Heider, 1909): *1* — энтодерма; *2* — бластопор; *3* — зачаток целома; *4* — апикальная пластинка; *5* — пора левого хоботного целома; *6* — рот; *7* — анус

Кишечнодышащие — раздельнополые организмы, но самки и самцы внешне неразличимы. Мешковидные гонады располагаются в бранхиогенитальной области туловищного отдела, в генитальных крыльях (если они имеются). У половозрелых животных протоки гонад проходят сквозь брыжейку и открываются во внешнюю среду на спинной стороне генитальных крыльев.

Кишечнодышащие имеют **наружное оплодотворение**. Самки выпускают из переднего конца норки слизистые шнуры, содержащие яйцеклетки, а из норок самцов выходят облака спермы. Кишечнодышащие имеют два типа развития.

Исходным для них является развитие с *планктотрофной личинкой* (т.е. плавающей в толще воды и питающейся планктонными организмами). Виды с таким развитием производят много (несколько десятков или сотен тысяч) яиц, хотя размеры яйцеклеток малы (около 0,1 мм) и они бедны желтком. Личинка видов с планктотрофным развитием — торнария — долго плавает в толще воды до наступления метаморфоза.

Другой тип развития — *лецитотрофный* — характерен для видов, откладывающих небольшое число (несколько сотен) яиц крупного размера (0,4 — 1,0 мм), которые содержат много желтка. В этом случая из яйца выходит личинка, которая питается за счёт запасов желтка. Лецитотрофные личинки плавают у самого дна и через 1 — 2 суток претерпевают упрощенный метаморфоз.

Яйца кишечнодышащих подвергаются полному дроблению, протекающему по радиальному типу (рис. 24). Результатом дробления является целобластула — однослойный шар из клеток. Гаструляция осуществляется путем инвагинации (т.е. впячивания) вегетативной части бластулы внутрь зародыша. Бластопор закрывается, хотя первичный кишечник остаётся соединённым с эктодермой в области бластопора. Этот участок зародыша в дальнейшем становится задним концом личинки.

Целомическая мезодерма закладывается у кишечнодышащих за счёт выпячивания стенок первичной кишки — энтероцельным путём (рис. 25). Сразу после отделения зачатков целома вершина первичного кишечника отгибается к брюшной стороне и здесь прорывается ротовое отверстие (см. рис. 24, *М*, *6*), формируется вторичный рот.

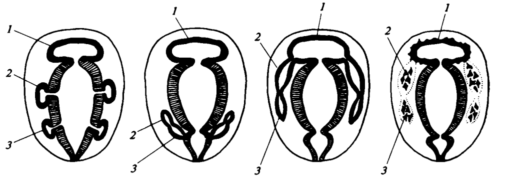


Рис. 25. Разнообразие способов закладки целомической мезодермы у полухордовых (по данным разных авторов):

1 — зачаток хоботного целома; *2* — зачатки воротниковых целомов; *3* — зачатки туловищных целомов

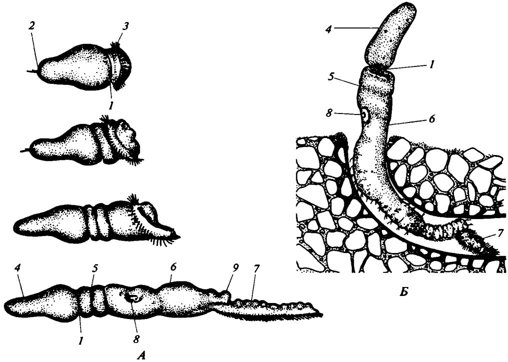


Рис. 26. Метаморфоз кишечнодышащих:

А — последовательные стадии метаморфоза *Saccoglossus* (по R. C. Brusca, G. J. Brusca, 2002, с дополнениями); *Б* — ювенильная особь *Saccoglossus horstii* (по С. Burdon-Jones, 1952); *1* — рот; *2* — апикальная пластинка; *3* — телотрох; *4* — хобот; *5* — воротник; *6* — туловище; *7* — хвостовой отдел; *8* — жаберная щель; *9* — анус

По своей организации торнарии очень похожи на личинок иглокожих, в частности на аурикулярий голотурий. Первоначально торнарий рассматривали как личинок каких-то иглокожих. Только после исследований российского зоолога И. И. Мечникова, впервые проследившего метаморфоз торнарий, стала понятной их истинная принадлежность.

После метаморфоза (рис. 26, *А*) у ювенильных особей кишечнодышащих развивается четвёртый отдел тела — длинный постанальный хвост. Это сильно сократимый отросток, снабжённый клейкими железами. Этим отростком молодые особи заякориваются в грунте, в то время как передний конец тела выставлен из норки для сбора пищи и дыхания (рис. 26, *Б*). У подросших особей хвостовой отросток редуцируется. Предполагается, что хвостовой отросток молодых кишечнодышащих гомологичен стебельку крыложаберных (см. далее).

КЛАСС КРЫЛОЖАБЕРНЫЕ (PTEROBRANCHIA)

Крыложаберные — это небольшая группа колониальных организмов, включающая 22 вида, принадлежащих к двум родам *Cephalodiscus* и *Rhabdopleura*. Крыложаберные обитают как на мелководье, так и на глубинах в несколько сотен

метров. Представители этого класса известны из тропических и субтропических вод, значительное число видов описано из Антарктики. В морях России крыложаберные пока не найдены.

Колонии крыложаберных прирастают к поверхности камней или раковин и по внешнему виду напоминают колонии мшанок или гидроидных полипов. Общий скелет колонии — ценоциум — состоит преимущественно из коллагена, который может быть инкрустирован посторонними частицами. Ценоциумы обычно окрашены в жёлто-коричневые тона. Форма ценоциума разнообразна. У представителей рода *Cephalodiscus* ценоциум окрашен в жёлто-коричневые тона, имеет форму корок диаметром до 30 см или кустиков неправильной формы, достигающих высоты до 10 см. Ценоциум пронизан сетью трубочек или пещерок, в которых ползают отдельные зооиды и их колонии. Трубочки ценоциума открываются во внешнюю среду отверстиями, часто окаймленными острыми шипами. Через эти отверстия зооиды могут выставлять наружу свой ловчий аппарат (рис. 27, *А*). Ценоциум *Rhabdopleura* выглядит как система стелющихся по субстрату

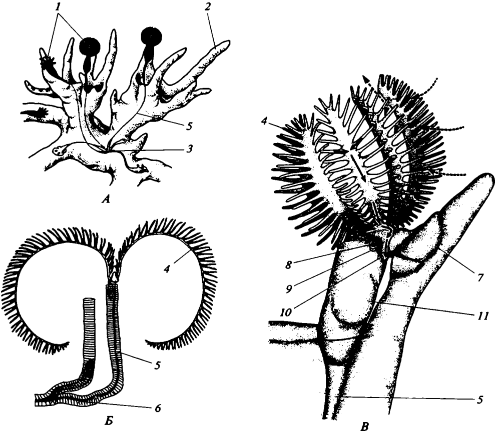


Рис. 27. Крыложаберные:

А — ценоциум *Cephalodiscus* (по van der Horst C., 1939); *Б* — участок колонии *Rhabdopleura* с двумя зооидами; *В* — зооид *Cephalodiscus* (по S. Lester, 1985); *1* — зооиды; *2* — ценоциум; *3* — прикрепительный диск; *4* — ловчий аппарат; *5* — стебелёк; *6* — чёрный столон; *7* — головной щит; *8* — пора воротникового целома; *9* — жаберная щель; *10* — оральная ламелла; *11* — туловище

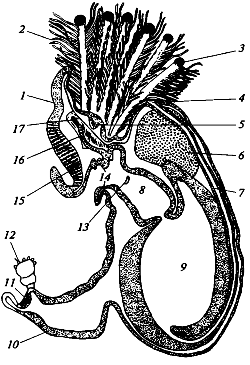


Рис. 28. Сагиттальный срез *Cephalodiscus* (по А.Щепотьеву, 1907):

1 — головной щит; *2* — руки ловчего аппарата; *3* — железистые утолщения на концах рук; *4* — анус; *5* — воротниковый ганглий; *6* — гонады; *7* — тонкая кишка; *8* — глотка; *9* — желудок; *10* — стебелёк; *11* — прикрепительный диск; *12* — почка; *13* — жаберная щель; *14* — рот; *15* — железистая часть головного щита; *16* — стомохорд; *17* — сердечный синус

тонких трубочек. Вверх отходят жилые трубочки, в которых помещаются отдельные зооиды (рис. 27, *Б*). Тонкие полупрозрачные трубочки ценоциума *Rhabdopleura* укреплены кольцевыми рёбрышками.

Как у многих колониальных организмов, размеры отдельных зооидов крыложаберных очень малы. Самые крупные представители рода *Cephalodiscus* достигают 5 мм, а зооиды большинства видов *Rhabdopleura* имеют размеры 0,5—1 мм.

Тело отдельного зооида подразделяется на четыре отдела (рис. 27, *В*). Предротовой отдел — ***головной щит*** — гомологичен хоботу кишечнодышащих. Он имеет дисковидную форму и используется в качестве ползательной подошвы. С брюшной стороны под головным щитом располагается ***ротовое отверстие***. Уплощенная вентральная поверхность головного щита несёт многочисленные железистые клетки, секретирующие материал ценоциума.

Короткий ***воротниковый отдел*** представлен двумя симметричными складками — ***оральными ламеллами*** (ротовыми пластинками), которые на брюшной стороне подходят с двух сторон ко рту, а на спинной стороне от них отходят руки ловчего аппарата (рис. 27, *В*). У мелких зооидов *Rhabdopleura* ловчий аппарат состоит всего из двух V-образно расходящихся рук. У более крупных *Cephalodiscus* многочисленные руки образуют некое подобие корзинки на спинной стороне животного, их число увеличивается с возрастом и достигает 18 (по другим данным — до 50). На вершине каждой руки у *Cephalodiscus* (рис. 28) имеется булавовидное расширение, снабженное множеством железистых клеток.

Руки крыложаберных несут по два ряда щупалец, а вдоль каждого щупальца проходит два ряда жгутиковых клеток. Биение жгутиков создаёт ток воды. Взвешенные в воде частицы попадают на внутреннюю сторону щупальца, вдоль которой проходит ряд слизистых клеток. Частицы склеиваются слизью, затем переносятся к основанию щупальца и попадают в идущий вдоль руки центральный желобок, по которому частицы достигают основания руки (см. рис. 27, *В*). От основания рук по оральным ламеллам, одетым жгутиковым эпителием, частицы перегоняются ко рту. Таким образом, для крыложаберных (как и для кишечно-

дышащих) характерен слизисто-ресничный механизм улавливания пищи, но они собирают пищу не из грунта, а из толщи воды, т.е. являются фильтраторами.

Туловище имеет мешковидную форму. В передней части туловища у взрослых *Cephalodiscus* имеется пара округлых жаберных щелей. У представителей рода *Rhabdopleura* в связи с мелкими размерами жаберные щели редуцированы.

Четвёртый отдел тела — *стебелёк* — представляет собой длинный сократимый вырост на заднем конце туловищного отдела. У *Cephalodiscus* на конце стебелька имеется скопление клейких желёз, которые позволяют зооиду временно прикрепляться к стенкам ценоциума. Как правило, несколько зооидов прикрепляются вместе в одной точке внутри ценоциума, формируя небольшую колонию, состоящую из 5—10 особей (см. рис. 27, *А*) На конце стебелька происходит почкование новых особей в процессе бесполого размножения, поэтому не исключено, что все особи такой колонии представляют собой клон. Внутри одного ценоциума *Cephalodiscus* обитает несколько десятков таких колоний. У *Rhabdopleura* стебельки всех зооидов соединены с общим столоном (см. рис. 27, *Б*).

Несмотря на большие различия во внешнем облике, организация крыложаберных близка к таковой кишечнодышащих. Покровы крыложаберных образованы однослойным эпидермисом, состоящим из сильно уплощенных жгутиковых клеток. На апикальной (вершинной) поверхности клеток эпидермиса имеется тонкий слой кутикулы, не препятствующий биению жгутиков.

Целом крыложаберных подразделён на те же отделы, что у кишечнодышащих. Обширный предротовой (хоботный) целом занимает большую часть объёма головного щита. Хоботный целом крыложаберных связан с внешней средой двумя симметричными целомодуктами, расположенными на спинной стороне в основании головного щита. Чашевидный перикард крыложаберных охватывает передний конец стомохорда (см. далее).

Парный воротниковый целом охватывает пищеварительную трубку двумя полукольцами справа и слева. Воротниковые целомы, связанные с внешней средой парными целомодуктами, проникают в оральные ламеллы, а также в руки и щупальца ловчего аппарата. Жидкость полости тела выполняет опорную функцию, поддерживая руки и щупальца в расправленном состоянии.

Полость туловищного отдела подразделена на правую и левую половины дорсовентральным мезентерием, на котором подвешен петлеобразный кишечник. Целом стебелька не отделён от полости тела туловищного отдела.

Эпителиально-мышечные жгутиковые клетки целомической выстилки формируют у крыложаберных мускулатуру стенки тела. Мускулатура стенки тела представлена у них преимущественно продольными мышцами. Особенно мощные ленты продольной мускулатуры проходят по брюшной стороне туловищного отдела и в стебельке. Сокращение этих мышц обеспечивает быстрое втягивание зооида в трубку ценоциума. Относительно мощно развитой мускулатурой обладает ползательная подошва крыложаберных — головной щит. Мышцы крыложаберных организованы по типу гладкой мускулатуры. Поперечно-полосатая мускулатура у крыложаберных обнаружена только в щупальцах и в мышцах-замыкателях целомических пор.

Кишечник крыложаберных имеет U-образную форму. Ротовое отверстие в виде поперечной щели скрыто под нависающим нижним краем головного щита. От дорсальной стенки короткой ротовой полости вперёд отходит предротовой дивертикул — стомохорд. Он представляет собой трубку, образованную жгутиковыми клетками энтодермального эпителия, но в отличие от клеток стомохорда кишеч-

нодышащих они не вакуолизированы. Жёсткость стомохорда у крыложаберных обеспечивается большой толщиной слоя основного вещества соединительной ткани, залегающей между базальными пластинками энтодермального эпителия и целомической выстилки. По оси стомохорда проходит цепочка узких полостей, представляющих собой остаток его центрального канала.

Ротовая полость переходит в глотку, стенки которой прободены овальными отверстиями, ведущими в жаберные каналы. Жаберный канал представляет собой короткую трубку, выстланную эпителием из вакуолизированных клеток. Эта трубка открывается во внешнюю среду поперечным щелевидным отверстием — жаберной щелью. Жаберных мешков у крыложаберных нет. У зооидов *Rhabdopleura*, которые лишены жаберных щелей, газообмен осуществляется через покровы рук и щупалец.

Глотка переходит в короткий пищевод, соединяющийся с мешковидным желудком. Тонкая кишка идёт по спинной стороне тела и открывается наружу анальным отверстием, расположенным на его головном конце.

Кровеносная система крыложаберных представляет собой систему лакун, залегающих в толще основного вещества, разделяющего базальные пластинки эпителиев. Дорсальный кровеносный сосуд представляет собой продолговатую лакуну на спинной стороне желудка, которая соединяется с центральным или сердечным синусом. В отличие от кишечнодышащих у крыложаберных сердечный синус располагается спереди от стомохорда. Перикардиальный целом охватывает сердечный синус спереди. От заднего конца центрального синуса отходит непарный вентральный головной синус, который разделяется на два сосуда, охватывающих глотку. Соединяясь, эти два сосуда образуют вентральный кровеносный сосуд, идущий до конца стебелька. Там он поворачивает на спинную сторону стебелька и, проходя по нему, постепенно истончается. Капиллярная сеть в покровах и в стенке кишечника соединяет спинной и брюшной кровеносные сосуды. В каждой руке ловчего аппарата проходят две продольные кровеносные лакуны (на дорсальной и вентральной сторонах руки).

Из-за мелких размеров кровеносная система крыложаберных организована проще, чем у кишечнодышащих. Так, структура, соответствующая гломерулюсу, у крыложаберных представлена видоизмененным целомическим эпителием на стенке вентрального головного синуса. Предполагается, что перегруженные продуктами обмена клетки могут отрываться от стенки сосуда и выводится во внешнюю среду через целомические поры.

Нервная система крыложаберных представлена интраэпидермальным нервным сплетением. Нервные стволы и ганглии представляют собой у крыложаберных сгущения этого сплетения. На спинной стороне между основаниями рук ловчего аппарата располагается воротниковый ганглий, от которого берут начало парные нервы, уходящие в руки. От воротникового ганглия отходят также окологлоточные соединительные тяжи, которые встречаются подо ртом и дают начало вентральному нервному стволу, тянущемуся по средней линии брюшной стороны в стебелёк.

Крыложаберные **раздельнополы**. Парные гонады *Cephalodiscus* залегают в туловищном целоме впереди желудка. Протоки гонад открываются на спинной стороне сразу же позади целомической перегородки между воротниковым и туловищным целомами. У зооидов *Rhabdopleura* имеется только одна (правая) гонада.

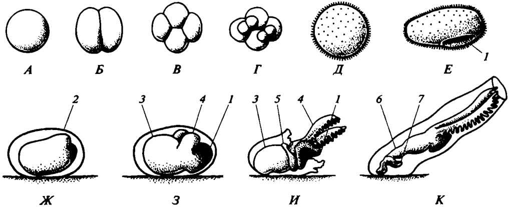


Рис. 29. Развитие *Rhabdopleura* (по S. Lester, 1988):

А—Г — дробление яйца; *Д*, *Е* — ресничная личинка; *Ж*, *З* — метаморфоз; *И*, *К* — развитие первой особи колонии; *1* — зачаток головного щита; *2* — кокон; *3* — зачаток туловища; *4* — зачатки рук; *5* — зачаток воротника; *6* — стебелёк; *7* — почки

Яйцеклетки крыложаберных содержат много желтка. Вылупляющиеся из них личинки не питаются. В течение нескольких часов они ползают по дну на покрытом ресничками зачатке головного щита, затем прикрепляются ко дну и выделяют вокруг себя белковую капсулу (зачаток ценоциума), под защитой которой личинка превращается в первый зооид колонии (рис. 29). Все последующие особи колонии возникают за счёт почкования.

В отличие от кишечнодышащих, которые не сохраняются в ископаемом состоянии, находки колоний древних крыложаберных обычны в породах начиная с верхнего кембрия (около 500 млн лет назад) до каменноугольного периода (около 300 млн лет назад). Ископаемыми крыложаберными считаются представители особой группы граптолитов (Graptolithina). Особенно многочисленны они были в ордовике и силуре. Тогда граптолиты представляли собой процветающую группу морских организмов. При этом наряду с донными колониями различного строения встречались и колонии, плававшие в толще воды.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ХОРДОВЫХ ЖИВОТНЫХ

Историю происхождения и начальных этапов эволюции хордовых, конечно, легче всего было бы прочитать на палеонтологическом материале. Однако нетрудно видеть несколько обстоятельств, мешающих такому решению проблемы. Во-первых, специфика группы могла быть «записана» только на мягких тканях, которые плохо сохраняются в ископаемом состоянии, поскольку редко превращаются в информативные окаменелости (фоссилизуются). Во-вторых, абсолютный возраст родоначальников хордовых должен составлять никак не менее полумиллиарда лет (время кембрийского «взрыва формообразования» — исходной точки обособления и развития практически всех известных типов многоклеточных животных). И наконец, интерпретация, опознание найденных ископаемых остат-

ков — это задача чрезвычайной сложности. Осуществить её можно лишь путём скрупулёзного анализа гомологических отношений обнаруженных структур с деталями анатомического строения каких-либо рецентных форм, а это уже — приёмы сравнительной анатомии. Кроме того, палеонтология практически ничем не может помочь в исследовании начальных стадий онтогенетического цикла животных организмов, а это — одна из важнейших составляющих в реконструкции пути исторического развития сравниваемых форм с опорой на «метод тройного параллелизма». Имеется в виду использование последовательности, совпадающей в трёх морфологических рядах (эмбриологическом, палеонтологическом и сравнительно-анатомическом), в качестве модели филогенетического ряда, отражающего реальные преобразования в эволюции изучаемой группы.

Первые попытки поиска вероятных предков хордовых животных, основанные на сравнительно-анатомических критериях, вполне естественно строились на наличии общих признаков между хордовыми и беспозвоночными. Поэтому в числе главных претендентов оказались кольчатые черви, особенно их наиболее продвинутые группы. Действительно, у этих животных отчётливо выражены двусторонняя симметрия, метамерия, присутствует вторичная полость тела. Что же касается сличения планов строения, то и здесь, на первый взгляд, проблема решалась достаточно просто. Нужно только перевернуть червя на спинную сторону, и взаимное наложение основных систем органов покажет совпадение со схемой хордового животного. Центральная нервная система расположится на спинной стороне, а основные сосуды кровеносной системы — на брюшной. Однако более тщательный анализ показывает, что дело обстоит отнюдь не так просто. У червей не удалось найти и никаких гомологов хорды. Их центральная нервная система не имеет внутренней полости и иначе развивается, чем у хордовых. Метамерия кольчецов захватывает все системы органов — от покровной ткани до гонад и выделительных органов, что совершенно не характерно, прежде всего, для низших хордовых. По-разному развивается и вторичная полость тела у кольчатых червей и хордовых. В первом случае целом образуется после миграции мезодермальных клеток и притом схизоцельно, т.е. за счёт расщепления клеточной массы. У примитивных хордовых же он исходно возникает в виде полостей, парных мезодермальных мешков, отшнуровывающихся по бокам от первичной кишки, и носит название энтероцельного.

Предпринимались также попытки вывести хордовых из членистоногих (ракоскорпионов, мечехвостов, насекомых), моллюсков, круглых червей, гребневиков и т.п. Однако у представителей всех этих групп много общего с кольчатыми червями, но наблюдаются принципиальные отличия от хордовых по всем перечисленным выше признакам аннелид, и, главное, все они входят в группу первичноротых животных, обладателей спирального дробления с высокой степенью детерминизма развития (в отличие от более регулятивного эмбриогенеза вторичноротых).

Из числа специфических признаков хордовых животных, по крайней мере, один — жаберные щели — обнаруживается и у представителей типа Полухордовые (Hemichordata), который также относится к вторичноротым. Таковы Кишечнодышащие (Enteropneusta), например баляноглосс («желудёвый червь»; *Balanoglossus*), и глубоководные колониальные формы Крыложаберных (Pterobranchia) из родов *Rhabdopleura* и *Cephalodiscus*. Ранние стадии развития этих животных осуществляются сходно с таковыми у хордовых, т.е. с радиальным дроблением, слабой

степенью детерминизма, сходным развитием нервной системы и энтероцельных целомов.

Неудачные попытки вывести организацию тела хордовых путём инверсии спинной и брюшной сторон какого-либо первичноротого беспозвоночного не дают оснований полностью исключить эпизод переворота из гипотетического сценария эволюции хордовых. Перспективность таких предположений, но по отношению к представителям группы вторичноротых, недавно получила подтверждение (В. В. Малахов, 1977). В сравнении с картиной у примитивных вторичноротых у хордовых оказываются обратными и расположение отверстий в целомических полостях (каналов-целомодуктов), и полярность асимметрии их передней пары, и положение бластопора вместе с зачатком центральной нервной системы, и, наконец, направление кровотока в главных продольных сосудах. Поводом к перевороту мог послужить, например, переход от ловли при помощи ветвистых щупалец взвешенных в воде пищевых частиц, как это делают птеробранхии, к сбору микроскопического корма на поверхности грунта. Таким способом юные личинки вестиментифер (представителей погонофор) собирают бактерий с поверхности субстрата. В рамках версии В. В. Малахова ранний предок хордовых представляется в виде организма, лежащего на грунте своей исходно спинной стороной и способного ползать благодаря подвижному членистому хвосту. Эти членики возникли за счёт дополнительной дифференцировки задней пары целомов из трёх пар, исходно присущих вторичноротым. В дальнейшем этот членистый хвост оказался пригодным и для ундуляционного плавания, как у личинки асцидии. Правда, строение личинки асцидии с её ротовым отверстием, расположенным на спинной стороне непосредственно впереди от «мозга», наводит на мысль, что ею переворот так и не пройден. Но у ланцетника это преобразование, несомненно, позади, и оно оставило след в виде резкой асимметрии на ранних стадиях развития.

Несмотря на принципиальные сомнения, высказанные в начале данного раздела, палеонтология всё же принесла интересные материалы, предположительно освещающие формирование плана строения хордовых животных. В последние десятилетия появились публикации Р. Джеффриса, посвященные тщательному изучению кальцихордат — многочисленной, разнообразной и хорошо представленной в палеонтологической летописи группы древних иглокожих, возможно, близких исходно к морским лилиям (R. Jeffries, 1986). Они существовали, по крайней мере, с венда (докембрийского периода), на протяжении всего кембрия и до среднего девона (т. е. примерно в течение 220 млн лет, 600 — 380 млн лет назад). На основании детального изучения сравнительной анатомии этих животных Джеффрис развил оригинальную версию ранних этапов эволюции хордовых.

Первоначально древнейшие представители кальцихордат были сидячими животными, тело которых, как и у большинства иглокожих, было покрыто панцирем из монокристаллов кальцита (отсюда название группы) и закреплялось в грунте с помощью хвостового стебелька (как у морских лилий — криноидей), а питание осуществлялось с помощью парных ловчих щупалец — лофофоров, покрытых ресничным эпителием, с отцеживанием собранного микропланктона за счет жаберных отверстий. Наглядным воплощением животного, занимающего такую экологическую нишу, т. е. близкой жизненной формой, могут служить современные птеробранхии из полухордовых. По каким-то причинам представители этой группы билатерально-симметричных животных легли на грунт правой стороной тела (эту переходную группу называют Dexiothetica — «лежащие на правом боку»).

В итоге они утратили лофофор, а также жаберные отверстия правой стороны, отчего их тело стало резко асимметричным.

На следующем этапе эволюции кальцихордат сформировалась группа животных с отчетливо выраженной асимметрией (Cornuta), причем слизевой ловчий аппарат, по-видимому, переместился у них внутрь глотки. В связи с этим сохранившийся у них левый лофофор сократился в размерах и утратил перистую форму, а число жаберных отверстий увеличилось, вероятно, в силу существенных преимуществ такого способа фильтрации пищевого материала при микрофагии. Одновременно с этим билатерально-симметричный хвостовой стебелёк корнут утратил жёсткую связь с субстратом и превратился в орган движения, позволяя животным цепляться его загибающимся кончиком за грунт и подтягивать тело, т.е. ползать хвостом вперёд. Прогрессирующее усиление фильтрующих функций глотки способствовало формированию в ней эндостиля, который возник в результате преобразования доходящих до глотки остатков ресничных бороздок утраченных лофофоров.

Постепенно у более поздних и продвинутых кальцихордат (Mitrata), предположительно потомков корнут, вторично восстановилась билатеральная симметрия

Рис. 30. Предполагаемая последовательность морфологических состояний, которую могли пройти хордовые в своей ранней эволюции — стадии гипотетического сценария

(в том числе благодаря дополнительному развитию правых жаберных щелей, которые и у ланцетника формируются с опозданием). Последнее могло произойти в порядке адаптации к скольжению тела по горизонтальному гладкому илу. Позже, согласно предположению Р. Джеффриса, покровные ткани освободились от кальцита.

Рекапитуляционным (т.е. связанным с повторением предковых признаков в индивидуальном развитии) отражением этого этапа эволюции хордовых могут служить личинки асцидий, апперндикулярии и личинки ланцетника, левостороннюю асимметрию которых можно рассматривать как наследие кальцихордат (асимметрия выражена, кроме того, в анатомии взрослых ланцетников). Как видим, версия Р. Джеффриса весьма созвучна представлениям В. В. Малахова, хотя допускаемое им укладывание предка на правый бок соответствует повороту около продольной оси только на 90°. Понятно, что он должен был не менее резко нарушить исходную симметрию тела.

Упрощенное графическое обобщение описанных эволюционных событий отображено на рис. 30. Упрощение состоит, в частности, в том, что здесь отсутствует последовательное отражение гипотез о причинах и проявлениях поворотов тела около продольной оси.

Резкая асимметрия на ранних стадиях развития ланцетника (см. рис. 8), по-видимому, поддерживается присущим ему личиночным приспособлением, нацеленным на ранний «запуск» слизевого фильтра. Ради необходимого в этом случае противостояния левых (первичных) жаберных щелей ротовому отверстию они временно переползают на правую сторону, вероятно, задерживая появления правых (вторичных).

По современным представлениям, тип Хордовые (Chordata) принято подразделять на три подтипа:

1. Бесчерепные (Acrania).
2. Оболочники, или Личиночнохордовые (Tunicata, s. Urochordata).
3. Позвоночные, или Черепные (Vertebrata, s. Craniata).

ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ (VERTEBRATA), ИЛИ ЧЕРЕПНЫЕ (CRANIATA)

Характеристика подтипа

Большинство хордовых животных по уровню своей морфофизиологической организации в корне превосходит представителей рассмотренных выше подтипов хордовых, т.е. оболочников и бесчерепных. Они принадлежат к подтипу Позвоночные (Vertebrata), или Черепные (Craniata). Характеризуя это объединение в целом, надо, прежде всего, отметить, что принадлежащих к нему животных отличает активный образ жизни. Это значит, что они активно двигаются в процессе

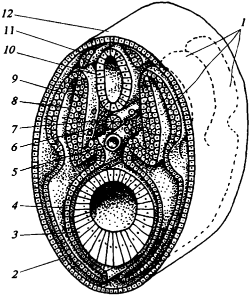


Рис. 31. Схематический поперечный разрез зародыша амфибии после дифференцировки основных компонентов мезодермы и нервной системы:

1 — сомиты (эпимер); *2* — париетальный листок мезодермальной боковой пластинки (гипомера); *3* — кишка; *4* — висцеральный листок мезодермальной боковой пластинки (гипомера); *5* — спинная аорта; *6* — хорда; *7* — склеротом; *8* — миотом; *9* — дерматом; *10* — нервная трубка; *11* — нервный гребень; *12* — эктодерма

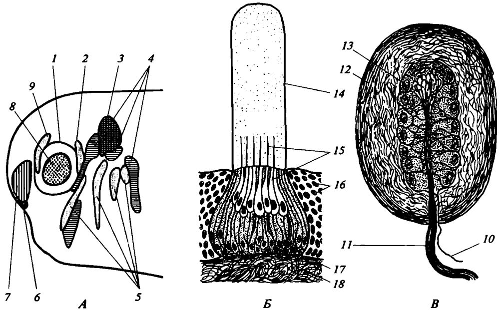


Рис. 32. Компоненты аппаратов кожной чувствительности (*А* — по G. Schlosser с изменениями; *Б*, *В* — по H. Giersberg, P. Rietschel):

А — схема расположения утолщений эпидермиса (плакод) на голове эмбриона амфибии, вид сбоку; *Б*, *В* — механорецепторы кожи, невромаст (*Б*) и инкапсулированное тельце (*В*): *1* — глазной бокал; *2* — плакода 2-й и 3-й ветвей тройничного нерва; *3* — зачаток слухового пузырька; *4* — части дорсолатеральной плакоды (источник боковой линии); *5* — части эпибранхиальной плакоды (источник висцеральных нервов — VII—X); *6* — зачаток передней доли гипофиза; *7* — обонятельная плакода; *8* — хрусталиковая плакода; *9* — плакода первой ветви тройничного нерва; *10* — побочное (регуляторное) нервное волокно; *11* — главное нервное волокно; *12* — соединительно-тканная капсула; *13* — уложенное петлями окончание главного волокна; *14* — купула; *15* — рецепторные (вторичночувствующие) клетки и их жгутики; *16* — эпидермис; *17* — кориум; *18* — опорные клетки

кормежки, собирая неподвижный животный или растительный корм, ловя или даже преследуя подвижную добычу. В период размножения они активно разыскивают особей другого пола.

Для этого позвоночным требуются, во-первых, способность к надёжной ориентации в пространстве и к сложному поведению, во-вторых, эффективные органы передвижения и более интенсивный метаболизм (обмен веществ), предоставляющий им существенно больший энергетический ресурс, т.е. достаточно высокую механическую мощность для осуществления этих форм активности.

Важнейшая роль в достижении позвоночными эволюционного успеха принадлежит такому фактору, как формирование у них головы, включающей состоящий из трёх компонентов череп, глотку, сложную поперечно-полосатую висцеральную мускулатуру, высшие органы чувств и, наконец, головной мозг. Голова сформировалась благодаря возникновению и прогрессивному развитию характерных эмбриональных зачатков. Во-первых, это нервный гребень (рис. 31, *11*), во-вторых, сенсорные эктодермальные плакоды (утолщения) на поверхности головы (рис. 32, *А*), в-третьих, — вентрально расположенный и первоначально не сегментированый отдел мезодермы (боковая пластинка), так называемый гипомер, ставший источником висцеральной мускулатуры (рис. 31, *4*).

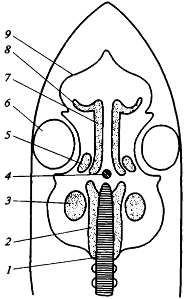


Рис. 33. Схема примордиального (зачаточного) мозгового черепа позвоночных в силуэте головы и дефинитивного (окончательно сформированного) черепа акулы. Вид сверху:

1 — хорда; *2* — парахордалия; *3* — слуховая капсула; *4* — гипофиз; *5* — глазничный хрящ; *6* — глаз; *7* — трабекула; *8* — обонятельная капсула; *9* — контур черепа

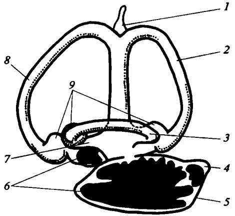


Рис. 34. Перепончатый лабиринт внутреннего уха (левый) костистой рыбы (окуня *Perca*):

1 — эндолимфатический мешок; *2* — задний полукружный канал; *3* — боковой полукружный канал; *4* — выступ круглого мешочка; *5* — круглый мешочек; *6* — отолиты; *7* — овальный мешочек; *8* — передний полукружный канал; *9* — ампулы полукружных каналов

Клетки нервного гребня обладают огромным морфогенетическим потенциалом. Они закладываются в эмбриогенезе позвоночных в виде нервного валика на границе между краями невральной пластинки и окружающей её кожной эктодермы, а затем индивидуально мигрируют в различные части развивающегося организма. Из этих клеток формируются нейроны чувствующих ганглиев спинномозговых нервов, ганглиев автономной (или вегетативной) нервной системы, пигментные клетки. Из них формируются клетки, откладывающие дентин зубов, а также кожных зубчиков, тесно связанных с образованием накладных окостенений, хрящевые стебли висцерального скелета (висцеральные дуги), участки в основании хрящевого мозгового черепа, прежде всего трабекулы (рис. 33, *7*).

В отношении сенсорных плакод (утолщений эктодермы на голове эмбриона) предполагается, что они сформировались у каких-то предковых форм позвоночных в результате концентрации и специализации диффузных кожных органов, воспринимавших тактильные, химические и электрические стимулы. Но в итоге эти плакоды дали начало обонятельному эпителию позвоночных (его первичночувствующим клеткам, т.е. нейронам), рецепторным аппаратам и нейронам ганглиев, обслуживающих органы боковой линии и внутреннего уха, нервным аппаратам тактильной кожной чувствительности. Благодаря появлению в эктодерме головы этого нового эмбрионального источника периферической нервной системы клетки нервного гребня здесь как бы высвобождаются и реализуют свои многогранные потенции в качестве клеточного материала, образующего скелетные элементы (это так называемая эктомезенхима, т.е. мезенхима, возникшая из эктодермы).

Необходимое условие совершенной ориентации составляют высшие органы чувств, расположенные главным образом на голове. Традиционно к этой категории относят глаза, органы обоняния, вкуса, комплексный орган равновесия и слуха (рис. 34). По характеру рецепторных клеток (см. рис. 32, *Б*) и физиологии восприятия к внутреннему уху очень близки органы боковой линии — так называемая сейсмосенсорная система первично-водных позвоночных, по сути дела органы осязания воды. В этот список есть основания внести также кожное осязание, развитое у водных позвоночных только на голове.

Приобретение высших органов чувств сопряжено с появлением головного мозга. В своей основе это разросшийся и усложнённый передний конец нервной трубки. Соответственно этому он содержит полости, дополнен особыми отделами, которые связаны с теми или иными органами чувств и образуют вместе с ними комплексы, называемые анализаторами (рис. 35).

Важную роль в прогрессивном развитии позвоночных сыграли и присущие только им новые типы опорной ткани — хрящ и кость, у которых нет очевидных эволюционных предшественников. В научной литературе весьма оживлённо обсуждается вопрос о том, какая из этих опорных тканей первична для позвоночных — хрящ или кость. Естественно, что палеонтологи обычно настаивают на первичном происхождении кости, поскольку она раньше хряща появляется на страницах палеонтологической летописи. Но надо учитывать, что она несравненно надёжнее сохраняется в ископаемом состоянии.

Эмбриологи и сравнительные анатомы, напротив, отстаивают приоритет хрящевой ткани, поскольку она предшествует кости в онтогенезе, морфогенетически пластичнее кости и легче моделирует анатомические структуры в ходе индивидуального развития организмов. Хрящ обладает вставочным (объёмным) ростом,

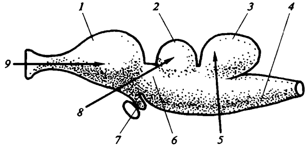


Рис. 35. Схема головного мозга, показывающая связь его основных частей с тремя высшими органами чувств, т. е. участие в его формировании трёх анализаторов. Вид сбоку:

1 — конечный мозг; *2* — зрительные бугры среднего мозга; *3* — мозжечок; *4* — продолговатый мозг; *5* — вход от боковой линии и внутреннего уха; *6* — промежуточный мозг; *7* — воронка с гипофизом; *8* — вход от глаз; *9* — вход от носа

тогда как кость — только периферическим (поверхностным). В ископаемом состоянии хрящ сохраняется почти исключительно в виде отпечатков.

Впрочем, хрящ и кость — химически «неродственные» ткани: основное вещество хряща представляет собой сульфатированный полисахарид, а основа кости — комплекс из неорганического (фосфат кальция, названный гидроксиапатитом) и органического (коллагеновые волокна) компонентов. В развивающейся костной ткани присутствует также неклеточный мукополисахаридный матрикс, но позднее он вытесняется коллагеном.

Оба типа скелетной ткани формируются в результате деятельности особых клеток. Для хряща это хондробласты, для костей скелета — остеобласты, называемые также склеробластами.

Для защиты таких нежных образований, как мозг и высшие органы чувств, на переднем конце тела позвоночных сформировался специальный скелетный орган, так называемый осевой, или мозговой, череп (neurocranium; см. рис. 33, 49), состоящий из собственно мозговой капсулы и капсул органов чувств. У большинства позвоночных, кроме современных круглоротых и хрящевых рыб, в состав черепа входит ещё передняя часть панциря из слившихся кожных чешуй, дерматокраниум, который лишь у низкоорганизованных представителей подтипа сохраняет обособленность.

В связи с более активной подвижностью у позвоночных укреплён осевой скелет, в котором, помимо хорды, развиты расположенные посегментно скелетные элементы — позвонки и рёбра (см. рис. 45, *Б*). Уже у миног (см. рис. 50, *3*) они включают верхние (невральные) дуги, защищающие спинной мозг, а у рыб — также нижние дуги (см. рис. 62, *6*), дающие в туловище опору рёбрам, а в хвосте — защиту кровеносным сосудам; у подавляющего большинства позвоночных развиты также тела позвонков, частично или полностью вытесняющие хорду.

Характеризующий позвоночных более высокий уровень обмена веществ предусматривает более эффективное функционирование всех систем внутренних органов. В частности, глотка, выполняющая активные движения в связи с дыханием и захватом пищи, получила скелетную опору. Её твёрдый каркас, висцеральный (от слова висцера — внутренности) скелет (splanchnocranium; см. рис. 49, 63), вошёл в состав черепа. Сформировались жабры как специализированный эпителиаль-

ный орган, обладающий огромной поверхностью контакта с водой для диффузии дыхательных газов. В результате приобретения мезодермальным гипомером способности порождать мускулатуру стенки глотки приобрели сегментированные поперечнополосатые мышцы, в кровеносной системе появилось сердце (см. рис. 44). Оно расположено у основания брюшной аорты (имеющей в стенках, как и прочие сосуды, гладкую мускулатуру), создаёт высокое артериальное давление и интенсивный кровоток. Слоями гладких мышечных волокон пополнился состав кишечной стенки, что послужило ответом на переход от исключительной фильтрации микроскопического корма к потреблению более крупных объектов и даже хищничеству. В связи с потребностью в регуляции ионного состава жидкостей тела у позвоночных появилась парная почка (см. рис. 46) — компактный орган со специальным выводным протоком. Ответственную операцию транспорта ионов в почках выполняет эпителий стенок канальцев, но необходим также источник подлежащей обработке первичной мочи, протекающей по канальцу. Почки взяли на себя осморегуляцию (т. е. активный контроль концентрации жидких сред тела), а у наземных групп помимо этого — выведение из тела продуктов азотистого обмена (у водных позвоночных аммиак диффундирует в воду через жабры). Присущее позвоночным артериальное давление — важное условие формирования первичной мочи, которая затем обрабатывается эпителием почечных канальцев. Речь идёт о фильтрации плазмы крови, т. е. воды с растворёнными в ней веществами (за исключением белков) в связанные с канальцами целомические камеры.

Приведённую характеристику подтипа позвоночных можно резюмировать в виде набора кратких тезисов. Для позвоночных характерны:

- активный образ жизни (поиск пищевых объектов и особей другого пола);
- способность к надёжной ориентации в пространстве и к сложному поведению;
- нервный гребень, кожные плакоды и гипомер мезодермы как источники важных эмбриональных зачатков;
- голова с расположенными на ней высшими органами чувств;
- головной мозг;
- опорные ткани — хрящ и кость;
- черепная коробка как защита для мозга и высших органов чувств;
- позвоночник как защита спинного мозга;
- более высокий уровень метаболизма;
- скелет глотки (висцеральный череп), исходно связанный с интенсивным жаберным дыханием;
- сердце;
- почки.

Обзор системы подтипа Позвоночные

Остатки наиболее древних позвоночных, ещё не имевших в теле твёрдых образований, недавно обнаружены в виде отпечатков в нижнекембрийских отложениях (возрастом свыше 550 млн лет). Это, прежде всего, *Myllokunmingia fengjiaoa* (рис. 36, *А*; по Хоу-Ксиан-гуанг с соавт., 2002), у которой различимы хорда, миосепты, расположенные метамерно (как у ланцетника) гонады, поверхностные жаберные дуги (4—9 штук) — элементы жаберной корзины, перистые жаберные лепестки, околосердечная полость. В голове расположены две маленькие

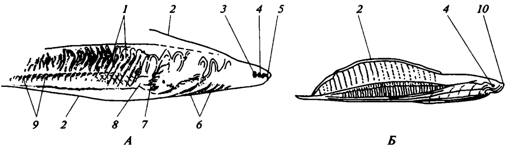


Рис. 36. Позвоночные кембрия. Раннекембрийские позвоночные, не имевшие твёрдого скелета и известные по отпечаткам мягких тканей:

А — Millokunmingia fengjiaoa; *Б — Haikouella lanceolatum* (длина тела 16 мм); *1* — жаберные дуги; *2* — плавник; *3* — слуховая капсула; *4* — глаз; *5* — рот; *6* — жаберные карманы; *7* — жабра; *8* — перикардиальная полость; *9* — гонады; *10* — верхняя губа

пигментированные капсулы — возможно, зрительная и слуховая. Другая форма — *Haikouella lanceolatum* (рис. 36, *Б*; по Мэллетту с соавт., 2003), у которой обнаружены жабры, жаберные дуги, атриальная полость, крупный мозг. Её верхняя губа («юбка») напоминает таковую пескоройки (личинки миноги). Миомеры удивительным образом вытянуты вверх, высоко простираясь над хордой (спинной плавник узок).

Традиционный взгляд на многообразие представителей подтипа Позвоночные (Vertebrata) типа Хордовые (Chordata) выразился в придании подтипу сложной таксономической структуры. Прежде всего, позвоночные делятся на два раздела — Бесчелюстные (Agnatha) и Челюстноротые (Gnathostomata). Среди бесчелюстных различают вымерших кожнопанцирных (Ostracodermi) в составе двух классов — Двуноздрёвые (Diplorhina) и Одноноздрёвые (Monorhina) — и один современный класс Круглоротые (Cyclostomata). Его единство (монофилетичность) нередко подвергают сомнениям — настолько внушительны различия организации двух составляющих его подклассов — Миноги (Petromyzones) и Миксины (Myxini). Среди челюстноротых различают несколько вымерших и до семи современных классов. Их количество неточно определено из-за нарастающей в последние десятилетия тенденции подразделять рептилий на несколько классов. К надклассу Рыбы (Pisces) относятся два ныне живущих класса — это Хрящевые рыбы (Chondrichthyes) и Костные рыбы (Osteichthyes). Этот надкласс включает ещё вымерших Панцирных рыб (Placodermi) и Акантод (Acanthodii). Надклассу Рыбы может быть противопоставлен класс Наземные позвоночные, или Четвероногие (Tetrapoda, s. Quadrupeda). Это классы Земноводные, или Амфибии (Amphibia), Пресмыкающиеся, или Рептилии (Reptilia), Птицы (Aves) и Млекопитающие, или Звери (Mammalia).

Рептилии, птицы и млекопитающие образуют неформальную группу Высшие наземные позвоночные, или Амниоты (Amniota), в противоположность им рыбы и земноводные объединяются в группу Анамнии (Anamnia). Некоторые палеонтологи предлагают разделить рептилии, обособив черепах вместе с еще несколькими небольшими группами в виде класса Парарептилии (Parareptilia), а полностью вымерших зверообразных (синапсидные) рептилий в качестве класса Тероморфы (Theromorpha).

Общепризнанная версия системы подтипа Позвоночные

Раздел Бесчелюстные (Agnatha)
- Класс Двуноздрёвые (Diplorhina)
  - Подкласс Астраспиды (Astraspida)
  - Подкласс Арандаспиды (Arandaspida)
  - Подкласс Телодонты (Thelodonti)
  - Подкласс Инопанцирные (Heterostraci)
- Класс Одноноздрёвые (Monorhina)
  - Подкласс Остеостраки (Osteostraci)
  - Подкласс Галеаспиды (Galeaspida)
  - Подкласс Бесщитковые (Anaspida)
- Класс Круглоротые (Cyclostomata; 105 современных видов)
  - Подкласс Миноги (Petromyzones)
  - Подкласс Миксины (Myxini)

Раздел Челюстноротые (Gnathostomata)
- Группа Анамнии (Anamnia)
  - Надкласс Рыбы (Pisces)
    - Класс Панцирные рыбы (Placodermi)
    - Класс Акантоды (Acanthodii)
    - Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes; 973 современных вида)
      - Подкласс Пластиножаберные (Elasmobranchii)
        - Отдел Неоселяхии (Neoselachii)
          - Подотдел Акулы (Selachii)
            - Надотряд Галеоморфы (Galeomorphi)
            - Надотряд Скваломорфы (Squalomorphi)
          - Подотдел Скаты (Batoidea)
      - Подкласс Цельноголовые (Holocephali)
    - Класс Костные рыбы (Osteichthyes; 27 000 современных видов)
      - Подкласс Лопастепёрые (Sarcopterygii)
        - Инфракласс Кистепёрые (Crossopterygii)
        - Инфракласс Двоякодышащие (Dipnoi)
      - Подкласс Лучепёрые (Actinopterygii)
        - Инфракласс Костнохрящевые (Chondrostei)
          - Отряд Палеонискообразные (Palaeonisciformes)
          - Отряд Многопёрообразные (Polypteriformes)
          - Отряд Осетрообразные (Acipenseriformes)
        - Инфракласс Новопёрые (Neopterygii)
          - Отряд Панцирникообразные (Lepisosteiformes)
          - Отряд Амиеобразные (Amiiformes)
          - Отдел Костистые рыбы (Teleostei)
            - Подотдел Остеоглоссоморфы (Osteoglossomorpha)
              - Отряд Аравanoобразные (Osteoglossiformes)
            - Подотдел Элопоморфы (Elopomorpha)
              - Отряд Тарпонообразные (Elopiformes)
              - Отряд Угреобразные (Anguilliformes)
              - Отряд Мешкоротообразные (Saccopharyngiformes)
            - Подотдел Остариоклюпеоморфы (Ostarioclupeomorphae)
              - Отряд Сельдеобразные (Clupeiformes)
              - Надотряд Костнопузырные (Ostariophysi)
                - Отряд Карпообразные (Cypriniformes)
                - Отряд Харацинообразные (Characiformes)
                - Отряд Сомообразные (Siluriformes)

Отряд Электрические угри (Gymnotiformes)
Подотдел Настоящие костистые рыбы (Euteleostei)
Надотряд Протакантоптеригии (Protacanthopterygii)
Отряд Корюшкообразные (Osmeriformes)
Отряд Лососеобразные (Salmoniformes)
Отряд Щукообразные (Esociformes)
Отряд Стомиеобразные (Stomiiformes)
Отряд Миктофообразные (Myctophiformes)
Отряд Опахообразные (Lampriformes)
Надотряд Паракантоптеригии (Paracanthopterygii)
Отряд Трескообразные (Gadiformes)
Отряд Ошибнеобразные (Ophidiiformes)
Отряд Батрахообразные (Batrachoidiformes)
Отряд Удильщикообразные (Lophiiformes)
Надотряд Колючепёрые (Acanthopterygii)
Отряд Кефалеобразные (Mugiliformes)
Отряд Атеринообразные (Atheriniformes)
Отряд Сарганообразные (Beloniformes)
Отряд Карпозубообразные (Cyprinodontiformes)
Отряд Стефанобериксообразные (Stephanoberyciformes)
Отряд Бериксообразные (Beryciformes)
Отряд Солнечникообразные (Zeiformes)
Отряд Колюшкообразные (Gasterosteiformes)
Отряд Слитножаберникообразные (Synbranchiformes)
Отряд Скорпенообразные (Scorpaeniformes)
Отряд Окунеобразные (Perciformes)
Отряд Камбалообразные (Pleuronectiformes)
Отряд Иглобрюхообразные (Tetraodontiformes)
Надкласс Наземные позвоночные (Tetrapoda s. Quadrupeda)
Класс Земноводные, или Амфибии (Amphibia; 6 630 современных видов)
Отряд Бесхвостые амфибии (Anura)
Отряд Хвостатые амфибии (Urodela)
Отряд Безногие амфибии (Apoda)
Группа Высшие позвоночные, или Амниоты (Amniota)
Класс Рептилии (Reptilia; 8 734 современных видов)
Подкласс Черепахи (Testudines, s. Chelonia)
Подкласс Лепидозавры (Lepidosauria)
Отряд Клювоголовые (Rhynchocephalia)
Отряд Чешуйчатые рептилии (Squamata)
Подотряд Ящерицы (Sauria)
Подотряд Змеи (Serpentes, s. Ophidia)
Подкласс Архозавры (Archosauria)
Отряд Крокодилы (Crocodylia)
Класс Птицы (Aves; 8 600 современных видов)
Подкласс Веерохвостые (Ornithurae)
Надотряд Палеогнаты (Paleognathae)
Отряд Страусообразные (Struthioniformes)
Отряд Нандуобразные (Rheiformes)
Отряд Казуарообразные (Casuariiformes)
Отряд Кивиобразные (Apterygiformes)
Отряд Тинамуобразные (Tinamiformes)
Надотряд Типичные птицы (Neognathae)
Отряд Гагарообразные (Gaviiformes)

Отряд Поганкообразные (Podicipediformes)
Отряд Трубконосые (Tubinares)
Отряд Пингвинообразные (Sphenisciformes)
Отряд Веслоногие (Steganopodes)
Отряд Аистообразные (Ciconiiformes)
Отряд Фламингообразные (Phoenicopteriformes)
Отряд Соколообразные (Falconiformes)
Отряд Курообразные (Galliformes)
Отряд Гусеобразные (Anseriformes)
Отряд Журавлеобразные (Gruiformes)
Отряд Ржанкообразные (Charadriiformes)
Отряд Голубеобразные (Columbiformes)
Отряд Попугаеобразные (Psittaciformes)
Отряд Кукушкообразные (Cuculiformes)
Отряд Гоацинообразные (Opisthocomiformes)
Отряд Совообразные (Strigiformes)
Отряд Козодоеобразные (Caprimulgiformes)
Отряд Стрижеобразные (Apodiformes)
Отряд Птицы-мыши (Coliiformes)
Отряд Трогонообразные (Trogoniformes)
Отряд Ракшеобразные (Coraciiformes)
Отряд Дятлообразные (Piciformes)
Отряд Воробьинообразные (Passeriformes)

Класс Млекопитающие, или Звери (Mammalia, 4 745 современных видов)

Подкласс Первозвери (Prototheria)

Отряд Однопроходные (Monotremata)

Подкласс Звери (Theria)

Надотряд Сумчатые (Metatheria)

Отряд Ценолестовые (Paucituberculata)
Отряд Опоссумы (Didelphinomorpha)
Отряд Хищные сумчатые (Dasyuromorphia)
Отряд Двурезцовые (Diprotodontia)
Отряд Бандикуты (Peramelemorphia)

Надотряд Плацентарные (Eutheria)

Отряд Броненосцы (Cingulata)
Отряд Неполнозубые (Pilosa)
Отряд Насекомоядные (Eulipotyphla)
Отряд Афросорицида (Afrosoricida)
Отряд Тупайи (Scandentia)
Отряд Шерстокрылы (Dermoptera)
Отряд Рукокрылые (Chiroptera)
Отряд Трубкозубые (Tubulidentata)
Отряд Панголины (Pholidota)
Отряд Приматы (Primates)
Отряд Хищные (Carnivora)
Отряд Китообразные (Cetacea)
Отряд Сирены (Sirenia)
Отряд Хоботные (Proboscidea)
Отряд Даманы (Hyracoidea)
Отряд Непарнокопытные (Perissodactyla)
Отряд Парнокопытные (Artiodactyla)
Отряд Грызуны (Rodentia)
Отряд Зайцеобразные (Lagomorpha)
Отряд Прыгунчики (Macroscelidea)

Начиная с позднего кембрия, т.е. более 500 млн лет назад (рис. 37, 38), на длительном отрезке времени до середины ордовикского периода палеозойской эры встречаются остатки позвоночных в виде мелких фрагментов тонкого панциря. Их обладатель был назван анатолеписом (*Anatolepis*) и отнесён к гетеростракам, или инопанцирным (Heterostraci), из класса Двуноздрёвые (Diplorhina) раздела Бесчелюстные (Agnatha). Гетеростраки жили в ордовике, затем на протяжении силура и до конца девонского периода. Известный период существования другой ветви этого класса — телодонтов (Thelodonti) — захватил значительную часть ордовика, весь силур и лишь начало девона. Документированная палеонтологически эволюция Однонoздрёвых (Monorhina) разворачивалась с середины силура и до конца девона. Круглоротые (Cyclostomata) представлены в палеонтологической летописи начиная с девона.

Самыми первыми среди рыб появились просуществовавшие в течение силура и девона до начала карбона панцирные рыбы (Класс Placodermi). Другой полностью вымерший класс, Акантоды (Acanthodii), известный с силура, просуществовал на протяжении девона, каменноугольного и начала пермского периодов. Хрящевые рыбы (Класс Chondrichthyes) известны с конца ордовика, в самом начале своей истории они прошли первую широкую радиацию, породив почти два десятка групп, большинство из которых не пережили палеозоя. В юрском периоде мезозойской эры наступила вторая радиация, ветви которой уже дожили до современности. Представители подклассов костных рыб (Osteichthyes) появились в палеонтологической летописи в начале девона — как лопастепёрые (Sarcopterygii; правда, целаканты несколько позже, в середине девона), так и лучепёрые (Actinopterygii). Среди лучепёрых на протяжении палеозоя резко доминировала многочисленная

Эра	Период	Эпоха	Возраст, млн лет
Кайнозойская	Четвертичный	Голоцен	0
		Плейстоцен	2
	Неоген	Плиоцен	5
		Миоцен	25
	Палеоген	Олигоцен	38
		Эоцен	55
		Палеоцен	65
Мезозойская	Меловой (мел)		144
	Юрский (юра)		213
	Триасовый (триас)		248
Палеозойская	Пермский (пермь)		286
	Каменноугольный (карбон)		360
	Девонский (девон)		408
	Силурийский (силур)		438
	Ордовикский (ордовик)		505
	Кембрийский (кембрий)		590

Рис. 37. Геохронологическая таблица — схема подразделения истории жизни на Земле

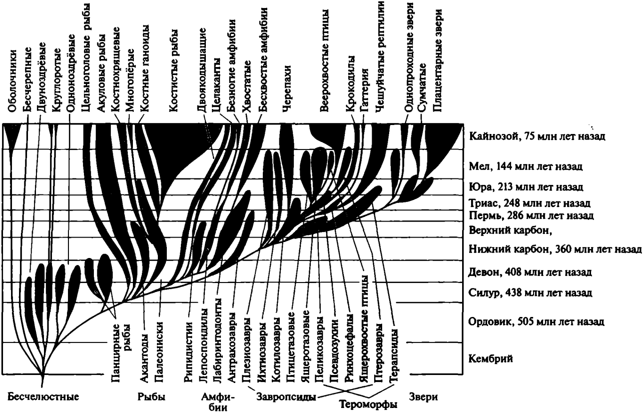


Рис. 38. Родословное древо хордовых, наложенное на геологическую летопись. Справа указано время, прошедшее с начала каждого периода

и разнообразная группа палеонисков. Она процветала ещё в мезозойскую эру — в течение триаса, первого периода этой эры, и до середины юры. Близкими к древним палеонискам считают современных осетровых рыб и многопёров. В триасе наступила мощная радиация лучепёрых рыб, от которой до наших дней сохранились лишь костные ганоиды (панцирные щуки и амия), а также несколько относительно примитивных групп костистых. Основная же масса костистых рыб — это наследие крупнейшей радиации конца мелового периода мезозойской эры.

Древнейшие амфибии (ихтиостегиды) известны из позднедевонских отложений, темноспондильные стегоцефалы появились в первой половине карбона, их вторично-водные потомки просуществовали до конца триасового периода мезозоя. Непосредственные предки современных бесхвостых амфибий прослеживаются с юрского периода. Стегоцефалы группы антракозавров известны с нижнего карбона, некоторые ветви дожили до конца перми. Лепоспондильные амфибии жили в основном во второй половине карбона. Наиболее древние хвостатые земноводные найдены в средней юре. Безногие амфибии известны с ранней юры и, согласно общему мнению, происходят от микрозавров.

Представители двух линий амниот — синапсиды, ведущие к млекопитающим, и прототоротиридиды, лежащие в основе радиации других рептилий, — начали своё развитие с середины карбона, самая ранняя рептилия — вестлотиана — обнаружена даже в первой его половине. В конце карбона определилась эволюционная линия диапсидных рептилий, в конце триаса появились черепахи. Тогда же совершилась радиация примитивных диапсид, давшая начало ветвям, ведущим к гаттерии и чешуйчатым рептилиям. Тогда же начался расцвет другого подкласса диапсидных рептилий — архозавров. В триасе произошла радиация текодонтов, взяла старт линия крокодилов. Динозавры жили начиная с конца триаса, на протяжении юры и мела, птерозавры — с конца триаса до конца мела. В верхней юре появились археоптерикс и родственные ему ящерохвостые птицы (энанциорнисы), весьма многочисленные, но вымершие к концу мела. Веерохвостые птицы в соответствии с недавними открытиями, возможно, ведут своё начало от псевдозухий, живших ещё в позднем триасе, к концу мела уже различимы представители четырёх современных отрядов птиц, остальные сформировались в начале палеоген-неогена (третичного периода) кайнозойской эры.

Возникшие в середине карбона синапсидные рептилии (пеликозавры) оказались родоначальниками обширной группы Theromorpha, ныне полностью вымершей, а также млекопитающих. Пеликозавры претерпели богатую радиацию, и несколько их ветвей существовало вплоть до поздней перми. Их потомки терапсиды предположительно берут своё начало в раннепермское время, а в середине этого периода претерпевают радиацию. Среди получившихся ветвей некоторые, как горгонопсы, полностью вымирают к концу перми, дицинодонты существуют до конца триаса, а цинодонты — ещё дольше, до середины юры. Млекопитающие начали отсчёт своей истории с середины триаса.

Общий очерк организации позвоночных

Внешнее строение. В результате упомянутого в характеристике процесса цефализации все позвоночные обладают сложно устроенной головой, чётко обособленной от остального тела (см. рис. 45). У первично-водных позвоночных

(круглоротых и рыб) последнее подразделено всего на два отдела. Это вмещающее внутренние органы туловище и следующий за ним хвост. У наземных позвоночных к ним добавлена ещё более или менее длинная шея. Водным позвоночным присущи также плавники (см. рис. 61), прежде всего, непарные — хвостовой, один или несколько спинных и подхвостовой (анальный). У всех, кроме круглоротых, имеются и парные конечности. У рыб это грудные и брюшные плавники, а у наземных позвоночных — две пары конечностей рычажного типа, так называемые пятипалые.

Кожные покровы. Кожа, как и у низших хордовых, образована двумя слоями. Это поверхностный слой, эпидермис, который развивается из эктодермы, и глубокий слой — кориум (собственно кожа), формируемый из мезодермы, третьего зародышевого листка. Эпидермис представляет собой у позвоночных многослойный эпителий. Наиболее глубокое положение в нём занимает ростковый слой, клетки которого непрерывно делятся, в то время как с поверхности отпадают отжившие клетки. Чаще всего они слущиваются порознь, но у некоторых амфибий, рептилий и птиц сохраняют связь между собой и отделяются в виде существенных фрагментов сплошного пласта. Часть клеток эпидермиса вскоре после своего образования переполняется теми или иными жидкими веществами, тем самым специализируясь в секреторной деятельности. В результате они превращаются в кожные железы, одноклеточные у первично водных позвоночных или в многоклеточные (в результате объединения клеток) — у части наземных (земноводных и млекопитающих). У высших наземных позвоночных (рептилий, птиц и млекопитающих) практически все остальные клетки эпидермиса подвергаются ороговению — их цитоплазма переполняется белком кератином, затем отмирает, клетки высыхают. Они могут формировать сплошной пласт, упомянутый выше, но у птиц и млекопитающих, кроме того, слипаются в сложные конгломераты и образуют кожные придатки, целиком состоящие из рогового вещества — перья и волосы. Наконец, самый глубокий слой эпидермиса может участвовать в формировании зубов и некоторых типов рыбьих чешуй, у рептилий и млекопитающих он даже продуцирует особо твёрдую облицовку зубов — эмаль. Наиболее типичные костные чешуи возникают у рыб в глубине кориума. Они могут срастаться, даже сливаться между собой и давать начало прочному панцирю, который в эволюции позвоночных послужил одним из источников формирования черепа.

Внутренний скелет. Основные материалы, которыми образован скелет позвоночных, относятся к категории соединительных тканей, так как в этих тканях, помимо клеток, имеется межклеточное вещество, сформированное вследствие деятельности клеток и расположенное в промежутках между ними. Наиболее эффективный твёрдый материал — это кость. Костные элементы скелета подразделяются на две категории. Так называемые замещающие кости формируются в индивидуальном развитии на основе хрящевого предшественника, материал которого вытесняется костной тканью — замещается костью. Их же обозначают иными, менее удачными терминами — хрящевые кости, первичные. Другая категория костных элементов скелета — это покровные, накладные кости, менее удачно называемые также вторичными. Они формируются без хрящевого предшественника, непосредственно в соединительно-тканных перепонках и представляют собой в основном наследие кожного панциря, который в ходе эволюции погрузился в глубину. Хрящевая ткань наиболее распространена как временный материал при формировании внутреннего скелета, но может служить пожизненно;

суставной хрящ облицовывает поверхности участвующих в сочленении костей. Соединительно-тканные плёнки служат эмбриональными предшественниками покровных костей, но, как и хрящ, встречаются также в скелете взрослых позвоночных.

В составе скелета позвоночных различают осевой скелет, череп, или скелет головы, и скелет конечностей (см. рис. 61).

Осевой скелет. У круглоротых и нескольких групп рыб (химер, двоякодышащих, латимерии и осетровых) важнейшим компонентом осевого скелета пожизненно остаётся хорда (chorda dorsalis), но на ранних эмбриональных стадиях она присутствует у всех позвоночных. Как и у ланцетника (см. рис. 2), она представляет собой у позвоночных веретеновидное скопление нежных вакуолизированных клеток, которые заключены в трубку из прочной соединительно-тканной плёнки и поддерживают в ней тургор. Как и у ланцетника (см. рис. 3), последовательное сокращение мускульных сегментов на одной стороне тела порождает пробегающий по нему изгиб, локомоторную волну, источник силы тяги при ундуляционном плавании. В отличие от ланцетника позвоночные не имеют внутри хорды мышечных компонентов, поэтому на поперечном разрезе она выглядит идеально круглой (см. рис. 50, *5*), а не овальной, как у ланцетника (см. рис. 2, *Б*, *24*). Хорда не сегментирована и, кроме того, полностью обособлена от метамерных частей осевого скелета, которые вытесняют хорду (у рыб — лишь частично), но не включают её в свой состав.

Позвоночный столб (columna vertebralis), или позвоночник, представляет собой образованный позвонками (vertebra) членистый стержень, гибкий, поскольку позвонки сочленены подвижно. Он совпадает по положению с представленной на ранних стадиях развития хордой. Стержень состоит из тел позвонков (corpus vertebrae); у рыб между кольцевидными телами и внутри них хорда частично сохраняется в течение всей жизни. Сверху к телам позвонков примыкают верхние дуги (arcus neuralis), совместно образующие позвоночный канал, защитный футляр для спинного мозга. Есть основания считать их самым важным компонентом позвоночника, поскольку именно их зачатки (ещё не образующие канала) обнаружены у миног (см. рис. 49, *6*; 50, *3*), представителей класса круглоротых, в качестве первых намеков на присутствие позвоночника.

У рыб в осевом скелете представлены рёбра (costa; см. рис. 61), которые дают опору мускулатуре и определённую механическую защиту внутренним органам, поскольку помогают поддерживать форму брюшной полости. Рёбра выражены в туловищном отделе позвоночника, а далее назад, в хвостовом отделе, отсутствуют (см. рис. 61, 62).

У амфибий осевой скелет подразделён на четыре отдела — шейный (из одного позвонка), туловищный, крестцовый и хвостовой (см. рис. 92), а у высших наземных позвоночных (амниот) (см. рис. 162) в пределах туловищного отдела различимы грудной и поясничный. В грудном отделе нижние концы рёбер подвижно сочленены с грудиной и образуют прочную грудную клетку (см. рис. 142), что позволяет называть соответствующие позвонки грудными. Далее за ними располагаются поясничные позвонки, не участвующие в формировании грудной клетки и, как правило, вообще не имеющие подвижных рёбер. Позади них один или несколько позвонков дают опору задним конечностям, поскольку к ним прикреплён тазовый пояс — это крестец (sacrum), или крестцовый отдел (см. рис. 162). За крестцом следует хвостовой отдел.

Череп, или *скелет головы* (cranium), грубо делят на два основных отдела — мозговой череп (neurocranium) и висцеральный череп (splanchnocranium). Первый — это вместилище для мозга и органов чувств, второй — скелет глотки как переднего отдела кишечной трубки, пронизанного жаберными щелями. В действительности существует еще один отдел — кожный панцирь (dermatocranium), который впервые появился в палеозое у ископаемых бесчелюстных, панцирных рыб, акантод. У современных костных рыб мы иногда встречаем его в несколько обособленном положении, как, например, у осетровых, где он может быть снят целиком в виде костного скальпа (см. рис. 82).

Мозговой череп формируется из нескольких первичных хрящевых зачатков, набор которых примерно одинаков у всех позвоночных (см. рис. 33). На ранних стадиях индивидуального развития он четко подразделён на переднюю и заднюю части, граница между которыми совпадает с положением будущего гипофиза. В основании обеих частей лежит по паре продольно вытянутых хрящевых элементов. Задняя пара — это парахордалии, которые расположены по бокам от переднего конца зачатка хорды и близки по своему происхождению к позвонкам. Другая пара хрящевых палочек, которые тянутся вперед от области гипофиза, — это так называемые трабекулы, вероятно, связанные в своём происхождении с висцеральным скелетом. К этой основе добавлены зачаточные капсулы органов чувств — обонятельные и слуховые; в качестве эквивалента зрительной капсулы рассматривают небольшой парный глазничный, или боковой, хрящ. При дальнейшем развитии зародыша из парахордалий и трабекул формируются боковые стенки мозговой капсулы, с которыми сливаются капсулы органов чувств. Хрящевая крыша черепа, как правило, развита слабее (исключение составляют хрящевые рыбы), эту роль обычно выполняют покровные кости.

Армирующий стенки глотки висцеральный скелет состоит из обручей — висцеральных дуг (см. рис. 49, рис. 63), — которые у первично водных позвоночных располагаются в жаберных перегородках, между жаберными щелями. У рыб впереди от них две висцеральные дуги специализированы; передняя из них, наиболее крупная в висцеральном скелете — челюстная дуга, которая служит для захвата пищи, а следующая за ней — подъязычная — почти у всех рыб (известные исключения — химеры и двоякодышащие) осуществляет подвеску челюстной дуги к черепной коробке. Впереди от челюстной дуги у хрящевых рыб располагаются тонкие стебельки — губные хрящи (две пары в верхней челюсти и одна в нижней), которые прежде считали остатками передних висцеральных дуг. У наземных позвоночных (см. рис. 93) челюстная дуга своей верхней половиной соединена непосредственно с мозговым черепом, и участие подъязычной дуги в её креплении упразднено. Поэтому верхняя часть подъязычной дуги сильно уменьшается и у большинства тетрапод переходит в среднее ухо (рис. 39) в качестве слуховой косточки (стремени, stapes). Нижняя часть дуги входит в состав подъязычного скелета, остатки жаберных дуг — сюда же и, кроме того, участвуют в формировании хрящей гортани.

Скелет непарных конечностей имеется только у первично-водных позвоночных (круглоротых и рыб, а также у вымерших девонских амфибий) — обладателей непарных плавников (см. рис. 61). Различают скелет кожной лопасти, или наружный, образованный кожными лучами, и скелет мясистой лопасти, внутренний, который может быть погружен в толщу мышц тела. Его элементы называются радиальными. Скелет парных конечностей естественным образом подразделён на укрепленные

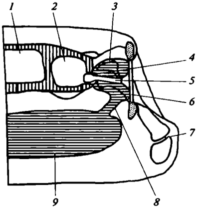


Рис. 39. Схема среднего уха лягушки. Поперечный разрез головы. Вид сзади:

1 — полость мозговой капсулы; *2* — полость внутреннего уха; *3* — барабанная полость; *4* — овальное окно; *5* — слуховая косточка (стремя); *6* — барабанная перепонка; *7* — челюстной сустав; *8* — слуховая (евстахиева) труба; *9* — ротоглоточная полость. Ротоглоточная и барабанная полости показаны горизонтальной штриховкой, сечение стенок мозговой капсулы — вертикальной штриховкой, сечение хрящевого барабанного кольца — точками

в туловище пояса и скелет свободных конечностей. У рыб пояса устроены очень просто и не имеют крепления к осевому скелету, если не считать связи плечевого пояса у костных рыб с черепом через посредство покровных костей и крепления плечевого пояса к позвоночнику у скатов. Характер скелета кожной и мясистой лопасти различен, судьба этих компонентов неодинакова. Мясистая лопасть и её скелет доминируют у лопастепёрых рыб, а в парных плавниках лучепёрых эта лопасть сильно редуцирована, решительно преобладает кожный скелет.

Наземные позвоночные по строению скелета парных конечностей и их внешнему виду настолько сильно отличаются от рыб, что их сопоставления дали много поводов для споров. Пояса имеют характерную трёхлучевую конфигурацию (рис. 40). В плечевом поясе эти лучи представлены лопаткой (scapula) и коракоидом (coracoideum), формирующими впадину для причленения свободной конечности, а также покровной костью ключицей (clavicula). У рептилий, птиц и однопроходных млекопитающих (утконоса и ехидны) плечевой пояс связан с осевым скелетом через грудину и рёбра. Присущая костным рыбам опора пояса на череп наземными позвоночными утрачена, по-видимому, она несовместима с существованием подвижной шеи. Компоненты тазового пояса (см. рис. 120) — подвздошная (ilium), седалищная (ischium) и лобковая (pubis) кости — чаще всего совместно образуют суставную впадину для свободной конечности. Подвздошные кости прирастают к одному или нескольким позвонкам (нередко — при посредстве остатков рёбер), составляющим крестец.

Свободные парные конечности наземных позвоночных представляют собой наследие мясистой лопасти плавников далеких рыбообразных предков, соответственно их скелет в своей основе есть производное внутреннего скелета плавников. Скелет свободных передней и задней конечностей построен по близкой схеме (см. рис. 40), хотя небольшие различия между ними обычно всё-таки есть. Каждая конечность представляет собой рычажную систему из трёх основных звеньев. Скелет ближнего к туловищу звена образован единственной костью; в передней конечности (в плече) — это плечевая кость (humerus), в задней конечности (в бедре) — бедренная (femur). Скелет следующего звена представлен двумя параллельными костями. В передней конечности это звено именуется предплечьем (antebrachium), его скелет — это лучевая (radius) и локтевая (ulna) кости. В задней конечности второе звено — это голень (crus), содержащая две берцовых кости, большую (tibia) и малую (fibula). Третье звено — это кисть в передней конечности

и стопа в задней, каждая распадается на три отдела. Несколько мелких косточек в основании кисти — это запястье (carpus), затем один ряд длинных косточек, которые заключены в ладонь, — это пясть (metacarpus). Наконец, каждый палец состоит из фаланг (phalanges digitorum). В стопе образованное мелкими косточками основание называется предплюсной (tarsus), длинные косточки, основания пальцев — плюсной (metatarsus), за которой следуют фаланги. Хотя конечность наземного типа принято называть пятипалой (по образцу конечности человека), в действительности число пальцев широко варьирует (от одного до восьми).

Мышечная система. В соответствии со своим эмбриональным происхождением мускулатура в теле позвоночных подразделяется на несколько категорий. Соматические мышцы (все они поперечно-полосатые) развиваются из миотомов сомитов (см. рис. 31) — первичных сегментов мезодермы, содержащих внутри фрагменты вторичной полости тела (целома). Главные производные миотомов — это миомеры в боковой мускулатуре. Из них же выселяются группы клеток («мускульные почки»), формирующие мышцы непарных плавников (у круглоротых и рыб) и парных конечностей (у рыб и наземных позвоночных). Две группы соматических мышц сохраняются в голове. Подъязычные мышцы (продолжение брюшной мускулатуры туловища) тянутся у челюстноротых под черепом вперёд вплоть до подбородочной области нижней челюсти. Из собственных миотомов головы нашли применение лишь три передних, из которых возникли внешние глазные мышцы.

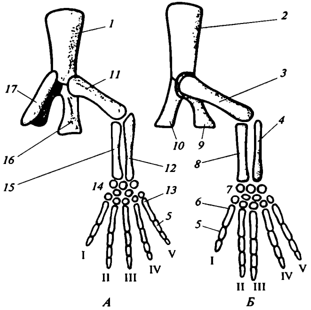


Рис. 40. Схемы скелета парных конечностей (*А* — передняя, *Б* — задняя) наземных позвоночных:

1 — лопатка; *2* — подвздошная кость; *3* — бедренная кость; *4* — малая берцовая кость; *5* — фаланги пальцев; *6* — плюсна; *7* — предплюсна; *8* — большая берцовая кость; *9* — седалищная кость; *10* — лобковая кость; *11* — плечевая кость; *12* — локтевая кость; *13* — пясть; *14* — запястье; *15* — лучевая кость; *16* — коракоид; *17* — хрящевой прокоракоид и ключица; римскими цифрами указаны номера пальцев

К висцеральной мускулатуре относятся мышцы внутренних органов (пищеварительного тракта, кровеносных сосудов, желёз) и кожи (подниматели перьев и волос). Эти мышцы сформированы в основном гладкими волокнами. Но в стенке глотки они преобразованы в поперечно-полосатые, благодаря чему способны к быстрым движениям и служат полноценными скелетными мышцами. В этом проявляется результат мускуляризации гипомера. По-видимому, он же послужил источником поперечно-полосатой сердечной мышцы.

Нервная система у позвоночных подразделяется на центральную и периферическую. *Центральная нервная система* представляет собой результат разрастания и усложнения (дифференциации) той нервной трубки, которая входит в характеристику типа хордовых в качестве одного из трёх главных пунктов. Это головной и спинной мозг. *Периферическая нервная система* представлена скоплениями нервных клеток — нервными узлами, лежащими вне спинного и головного мозга и возникающими из эктодермы зародыша независимо от них, а также нервами, т. е. пучками нервных волокон. Всё это отростки нервных клеток (нейронов), расположенных в центральной нервной системе (такова подавляющая часть двигательных нервов) и в упомянутых нервных узлах (в большинстве это чувствующие нервы). Особая категория периферических нервов относится к вегетативной, или автономной, нервной системе, иннервирующей в основном гладкие мускульные волокна внутренних органов, кровеносных сосудов и желёз. Это парасимпатическая нервная система, центры которой расположены почти исключительно в головном мозге, и симпатическая с центрами в спинном мозге. Они оказывают на органы тела противоположное действие, что позволяет им эффективно регулировать работу этих органов.

Головной мозг (encephalon) развивается на ранних стадиях эмбриогенеза из переднего конца типичной нервной трубки благодаря её вздутию, расширению невроцеля. Этот процесс начинается со стадии трёх мозговых пузырей (рис. 41) — первичного переднего, среднего и первичного заднего. Позже первичный передний мозг делится на настоящий передний (или конечный, telencephalon), который у наземных позвоночных поделён к тому же продольной щелью на два полушария, и промежуточный (diencephalon), примыкающий к нему сзади. Средний мозг (mesencephalon) не подвергается разделению, а первичный задний мозг подразделяется на два — настоящий задний, или мозжечок (metencephalon, cerebellum), и продолговатый мозг (myelencephalon).

Невроцель в области головного мозга усложняется по форме и подразделяется на несколько желудочков. Единый у первично-водных позвоночных желудочек переднего мозга поделён у тетрапод на два боковых желудочка. Внутри промежуточного мозга помещается так называемый третий желудочек. Желудочек среднего мозга, зажатый в узкий канал, у зверей и птиц назван мозговым водопроводом, но у первично-водных позвоночных довольно просторен и потому называется зрительным желудочком (расположен внутри зрительных долей). Полость продолговатого мозга называется четвёртым желудочком, или ромбовидной ямкой.

Общую конструкцию нервной трубки в той или иной мере сохраняет стволовая часть мозга, состоящая из продолговатого, среднего и промежуточного мозга. Новые отделы развились в чувствующей области нервной трубки (см. рис. 35), занимающей верхнюю часть её стенки. Так, передний, или конечный, мозг (telencephalon) возник в связи с формированием органа обоняния и у низших позвоночных целиком относится к обонятельному анализатору. Вперёд от него

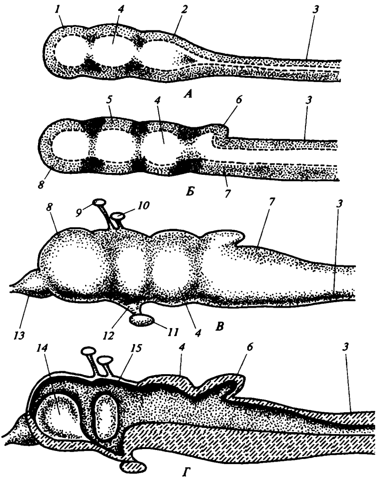


Рис. 41. Общее строение и развитие головного мозга позвоночных:

А — стадия трёх пузырей; *Б* — стадия пяти пузырей; *В*, *Г* — схема полностью развитого мозга первичноводного позвоночного. *А* — *В* — вид сбоку; *Г* — сагиттальный разрез; *1* — первичный передний мозг; *2* — первичный задний мозг; *3* — спинной мозг; *4* — средний мозг; *5* — промежуточный мозг; *6* — мозжечок; *7* — продолговатый мозг; *8* — конечный мозг; *9* — париетальный орган; *10* — пинеальный орган; *11* — гипофиз; *12* — воронка; *13* — обонятельная луковица; *14* — полосатое тело; *15* — зрительный бугор

выступают обонятельные луковицы (bulbus olfactorius), к которым подходит первая пара головных нервов, обонятельные нервы (nervus olfactorius, I). Зрительные нервы (n. opticus, II) из сетчатки глаз подходят к нижней стороне промежуточного мозга, образуя здесь перекрёст (у всех, кроме круглоротых), и далее тянутся по его боковой поверхности к среднему мозгу. Промежуточный мозг (diencephalon) образует несколько мозговых придатков. На его верхней стороне два непарных придатка на стебельках первоначально имеют строение маленьких пузырчатых глаз; впереди лежит париетальный орган (corpus parietale), а позади — пинеальный орган, у большинства позвоночных преобразованный в железу внутренней секреции, эпифиз (corpus pineale, s. epiphysis). Нижняя стенка промежуточного мозга

образует посередине полый выступ (вмещающий продолжение полости третьего мозгового желудочка) — воронку (infundibulum), на вершине которой расположена подмозговая железка, гипофиз (hypophysis). Зрительные нервы у большинства позвоночных направляются в толстостенные округлые возвышения крыши среднего мозга (mesencephalon), которые соответственно названы зрительными долями (lobus opticus). Мозжечок, или задний мозг (cerebellum, metencephalon), принимает и обрабатывает сигналы от внутреннего уха (органа равновесия), органов боковой линии и тактильных (осязательных) нервных окончаний в мышцах («мышечное чувство») и в коже. Всего от головного мозга отходит от 10 пар головных нервов у круглоротых до 12 у млекопитающих (разница обусловлена тем, что у низших позвоночных короче затылок и последний нерв не попадает в число головных, а предпоследний нерв в большинстве групп слабо развит и считается ветвью десятого нерва).

Спинной мозг (medulla spinalis) соединён с продолговатым мозгом плавным переходом. Нервные клетки, образующие серое вещество, расположены в его глубине, вблизи невроцеля, а ближе к поверхности пролегают проводящие пути, которые образуют белое мозговое вещество, если состоят из мякотных волокон, имеющих миелиновую оболочку. От спинного мозга отходят многочисленные спинномозговые нервы, по числу сегментов в теле (не считая головы). Каждый из них сливается из двух корешков, разных по функциональному составу включённых в него волокон, — спинного и брюшного. На каждом спинном корешке расположено утолщение — спинномозговой, или позвоночный, ганглий, в котором размещены нервные клетки, образующие своими отростками чувствующие нервы.

Органы чувств. К простейшим органам чувств относятся свободные нервные окончания, образованные периферическими отростками чувствующих нейронов, что расположены в ганглиях (спинномозговых и головных). Большая доля таких окончаний — это источники болевой чувствительности, которые просто рассеяны между клетками тела. Неправильной формы тепловые тельца представляют собой сплетения концевых разветвлений нервного волокна, окруженные рыхлой соединительно-тканной оболочкой. Тактильные тельца имеют правильную форму и принадлежат двум типам; для одного характерны линзовидные клетки, между которыми вложены клубочки нервных разветвлений, для другого — заключающая подобный клубочек плотная соединительно-тканная капсула (см. рис. 32).

Органы боковой линии (сейсмосенсорные) — фактически органы осязания воды, присущие только первично-водным позвоночным. Основу этих органов составляют чувствующие почки — невромасты (см. рис. 32), расположенные в эпидермисе. Более крупные опорные клетки невромаста выделяют слизь, формируя из неё эластичный студенистый столбик, своего рода парус — так называемую купулу, а более мелкие рецепторные клетки, называемые волосковыми, воспринимают деформации купулы погружёнными в неё жгутиками. Сигналы от волосковых клеток в мозг передаются оплетающими их разветвлениями специального нерва боковой линии. Для защиты от соприкосновения с твёрдыми телами невромасты укрыты в длинных каналах кожи, соединённых с внешней средой отверстиями. Обычно один главный канал тянется вдоль тела и несколько взаимосвязанных каналов размещены на поверхности головы. Воспринимая небольшие колебания воды вблизи разных частей тела, рыба не только может контролировать скорость и направление своего движения относительно воды, но по отраженным токам воды

получает сигналы о других подвижных и даже неподвижных предметах. Таким образом, органы боковой линии вносят очень существенный вклад в ориентацию обладающих ими животных.

Орган слуха одновременно служит и органом равновесия. Исходная его часть, которая имеется уже у первично-водных позвоночных — круглоротых и рыб, — это внутреннее ухо, так называемый перепончатый лабиринт (см. рис. 34), сложной формы тонкостенный пузырёк, заполненный особой жидкостью, эндолимфой. Окружающая его часть мозгового черепа — слуховая капсула — может повторять его очертания, формируя скелетный лабиринт, который заполонен перилимфой, омывающей перепончатый лабиринт снаружи. Последний подразделён перехватом, иногда — неясным, на два мешочка — верхний, овальный (utriculus) и нижний, круглый (sacculus). Овальный мешочек у большинства позвоночных образует три полукружных канала (canalis semicircularis) — дуговидные трубочки, каждая из которых связана с основной полостью мешочка в двух точках. Полукружные каналы лежат в трёх взаимно перпендикулярных плоскостях. Круглый мешочек образует полый выступ (lagena), а у рептилий, птиц и млекопитающих — более крупное выпячивание, улитку (cochlea), на конце которой могут сохраняться остатки упомянутого выступа. От этого же мешочка отходит вверх узкий канал, обычно заканчивающийся слепо — эндолимфатический проток. Эндолимфа содержит мелкие известковые гранулы. При поворотах головы она перемещается в полукружных каналах, как бы отставая от движений лабиринта по инерции. Это перемещение улавливается расположенными в расширениях каналов (в ампулах) чувствующими почками, которые снабжены купулами и построены как вполне типичные невромасты. Таким образом, полукружные каналы представляют собой датчики угловых ускорений. Ещё во внутреннем ухе присутствуют невромасты двух типов. У трёх из них, принадлежащих одному типу, купулы переполнены известью и превращены в отолиты, подобие грузиков, которые вызывают реакцию рецепторных (волосковых) клеток на ускорение силы тяжести и другие линейные ускорения. Наконец, невромасты последней категории, так называемые сосочки, известные также в трёх вариантах, служат датчиками вибрации, прежде всего, звуков. Один из сосочков, наиболее совершенный, встречается только у наземных позвоночных. Он расположен в улитке и растянут вдоль всей её длины, у млекопитающих называется кортиевым органом. Волосковые клетки всех невромастов внутреннего уха оплетены окончаниями слухового нерва, который передаёт в мозг порождаемые ими сигналы.

У наземных позвоночных к внутреннему уху снаружи добавляется дополнительный отдел, среднее ухо (см. рис. 39), состоящее из заполненной воздухом барабанной полости, закрывающей её снаружи барабанной перепонки и слуховой косточки (у млекопитающих — трёх косточек, см. рис. 168), передающей колебания с барабанной перепонки на внутреннее ухо. У млекопитающих, птиц и некоторых рептилий барабанная перепонка помещается на дне более или менее глубокого наружного слухового прохода, поэтому она хорошо защищена и может быть более нежной. Млекопитающим присуще наружное ухо наиболее полного состава, поскольку оно включает ещё кожно-хрящевую слуховую раковину, несколько преобразующую звуковые волны. У птиц аналогичную роль играют перья особой структуры, прикрывающие наружный слуховой проход.

Орган зрения позвоночных — глазное яблоко (bulbus oculi; рис. 42) — покрыт снаружи твёрдой оболочкой — склерой (sclera; рис. 42, *10*) и находится в состоя-

нии тургора, способствующего поддержанию его формы. На передней стороне глаза склера очень тонка и вместе с налегающей снаружи кожей образует прозрачную и обычно сферически выпуклую роговицу (cornea; рис. 42, *13*). За ней располагается передняя камера глаза, заполненная прозрачной водянистой влагой (humor aqueus) и ограниченная в глубине радужной оболочкой (iris; рис. 42, *16*) со зрачком (pupilla; рис. 42, *15*) в середине. Изнутри к зрачку непосредственно примыкает хрусталик (lens; рис. 42, *17*) — студенистая линза с высокой прозрачностью и повышенным коэффициентом преломления, — движения которого позволяют осуществлять наводку изображения на резкость (аккомодацию). У первичноводных позвоночных, амфибий и змей хрусталик для этого немного смещается вдоль оптической оси глаза, а у остальных рептилий, у птиц и млекопитающих изменяет форму (степень выпуклости). Позади хрусталика основной объём глазного яблока заполнен прозрачным студенистым стекловидным телом (corpus vitreum; рис. 42, *3*). Пройдя сквозь него, лучи света падают на сетчатку (retina; рис. 42, *1*), светочувствительную оболочку глаза. Любопытно, что собственно рецепторные клетки расположены на её внешней стороне, обращенной прочь от источника света. Приёмники света, которыми снабжены эти клетки, выглядят двояко, тонкие и обладающие высокой чувствительностью палочки перемежаются со вздутыми колбочками нескольких категорий, более низкая чувствительность которых различна по отношению к разным частям спектра — они обеспечивают цветовое зрение. В толще сетчатки располагаются ещё два слоя нервных клеток. Из них наружный (средний слой сетчатки; рис. 42, *9*) осуществляет некоторые элементарные операции по обработке изображения, а крупные нейроны внутреннего

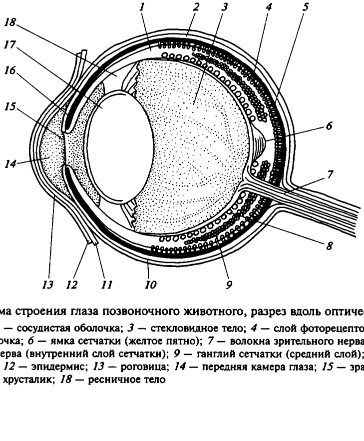


Рис. 42. Схема строения глаза позвоночного животного, разрез вдоль оптической оси:
1 — ретина; *2* — сосудистая оболочка; *3* — стекловидное тело; *4* — слой фоторецепторов; *5* — пигментная оболочка; *6* — ямка сетчатки (желтое пятно); *7* — волокна зрительного нерва; *8* — ганглий зрительного нерва (внутренний слой сетчатки); *9* — ганглий сетчатки (средний слой); *10* — склера; *11* — кориум; *12* — эпидермис; *13* — роговица; *14* — передняя камера глаза; *15* — зрачок; *16* — радужина; *17* — хрусталик; *18* — ресничное тело

слоя (рис. 42, *8*) посылают в головной мозг волокна, составляющие зрительный нерв (рис. 42, *7*). Нерв формируется на обращенной вперёд стороне сетчатки и, прободая её, чтобы выйти из глазного яблока, вытесняет рецепторные клетки; этим обусловлено существование слепого пятна. Наружной стороной сетчатка плотно прилегает к окружающей её пигментной оболочке (tapetum nigrum; рис. 42, *5*), в которую даже немного погружены палочки и колбочки. Поверх пигментной оболочки расположена сосудистая оболочка (membrana chorioidea; рис. 42, *2*), непосредственно подстилающая склеру и питающая глазное яблоко. У некоторых животных из различных классов пигментная и сосудистая оболочки могут в большом количестве содержать гуанин, придающий им блеск рыбьей чешуи. Формируется зеркальце, благодаря которому повышается освещённость фоторецепторов, при этом зрачок ярко светится в темноте, если обращён к источнику света. Передние края сетчатки пигментной и сосудистой оболочек объединены в радужине, которая содержит мышечные волокна (кольцевые и радиальные), позволяющие менять величину зрачка.

Первоначальный зачаток глазного яблока, возникающий на ранней эмбриональной стадии, представлен частью нервной трубки, боковой стенкой промежуточного мозга, на которой сначала образуется полый боковой выступ, так называемый глазной пузырь. Позже его обращённая вбок стенка вдавливается внутрь, наступает стадия двухслойного глазного бокала. Наружный слой образует затем пигментную оболочку, а внутренний — сетчатку глаза. Причём, поскольку к невроцелю обращена исходно лицевая сторона стенки нервной трубки (это бывшая наружная поверхность нервной пластинки эктодермы зародыша, из которой она свернулась), неудивительно, что рецепторные клетки появляются именно на ней, хотя она и обращена прочь от зрачка. Под влиянием глазного бокала от противолежащей ему эктодермы отшнуровывается зачаток хрусталика в виде тонкостенного полого шарика. Позже его задняя (обращённая внутрь бокала) стенка утолщается, внутренняя полость зажимается. Из мезодермы, окружающей зачаток глаза, формируются сосудистая оболочка, склера и отчасти стекловидное тело (мезодерма проникает внутрь глазного бокала сквозь щель в его стенке). Таким образом, глаз формируется из многих источников в голове зародыша. Это и часть центральной нервной системы (глазной бокал), и эктодерма этой области головы (сначала хрусталик, затем наружный слой роговицы), и мезодерма (сосудистая оболочка, склера, стекловидное тело). Мезодермальное происхождение имеют и внешние мышцы глаза, возникшие из нескольких миотомов головы.

Орган обоняния у всех позвоночных представляет собой парное образование; даже у круглоротых при их единственной ноздре обонятельный мешок отчасти раздвоен. Орган обоняния представлен носовой полостью, которая изнутри выстлана обонятельным эпителием. Расположенные в нём рецепторные клетки уникальны, поскольку фактически представляют собой нейроны (первично-чувствующие клетки), самостоятельно генерирующие сигнал и передающие его в обонятельные луковицы переднего мозга по своим отросткам — волокнам обонятельного нерва. Ради увеличения площади обонятельного эпителия он уложен складками. Важны способы принудительной смены проб воды или воздуха в носовой полости. У наземных позвоночных имеются хоаны, внутренние ноздри, соединяющие носовую полость с ротоглоточной. Они обслуживают как орган обоняния, так и систему дыхания воздухом.

Органы пищеварения. Они образованы пищеварительной трубкой и включают две крупные пищеварительные железы — печень и поджелудочную железу. Пищеварительную трубку делят на переднюю, среднюю и заднюю кишку (рис. 43). Передняя кишка включает ротоглоточную полость, пищевод и желудок.

Глотка (передний отдел пищеварительной трубки, пронизанный жаберными щелями) тем самым имеет непосредственную связь с дыханием примитивных хордовых и первично-водных позвоночных. Передний отдел глотки у примитивных позвоночных, специализированный во всасывании или захвате пищи, — ротовая полость. Её внутренняя выстилка образуется путём вворачивания эктодермы, таким образом ротовое отверстие прорывается в углублении. На дне ротовой полости обычно располагается язык (lingua), а крыша образована нёбом. У большинства челюстноротых, т.е. почти у всех современных позвоночных, челюсти вооружены зубами, материал которых химически идентичен по отношению к кости. В развитии зубов позвоночных участвуют специальные разновидности склеробластов, происходящие из эктодермы. Откладывающие дентин одонтобласты приползают из нервного гребня, а формирующие эмаль амелобласты — измененные базальные клетки.

Глотка (pharynx) связана с дыхательной функцией не только у первично-водных позвоночных, но и у наземных, поскольку лёгкие образуются в связи с зачатками четвёртой пары жаберных щелей.

За глоткой следует пищевод (oesophagus) — ведущая в желудок трубка с сильно растяжимыми мускулистыми стенками. Желудок (gaster) представляет собой обширную камеру с ещё более сильными стенками, вероятно, возникшую у древних хищных рыб как вместилище для более или менее крупной добычи и унаследованную всеми наземными позвоночными. Для желудка характерно пищеварение в присутствии соляной кислоты, по-видимому, первоначально игравшей роль консерванта. От средней, или тонкой, кишки, пищеварение в которой проходит в слабо щелочной среде, полость желудка отделена кольцом гладкой мускулатуры —

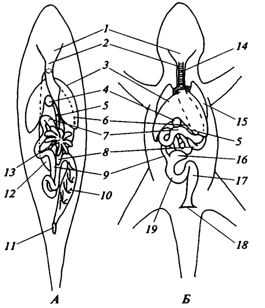


Рис. 43. Схемы дифференцировки пищеварительной системы у лучепёрых костных рыб (*А*) и высших наземных позвоночных — амниот (*Б*):

1 — ротоглоточная полость; *2* — пищевод; *3* — печень; *4* — жёлчный пузырь; *5* — жёлчный проток; *6* — желудок; *7* — двенадцатиперстная кишка; *8* — поджелудочная железа; *9* — тонкая кишка; *10* — «спиральная» кишка; *11* — анальное отверстие; *12* — плавательный пузырь; *13* — пилорические придатки; *14* — трахея; *15* — лёгкое; *16* — слепая кишка; *17* — прямая кишка; *18* — отверстие клоаки; *19* — толстая кишка

пилорическим сфинктером, зажимающим при сокращении просвет кишечной трубки. Внутренняя среда тонкой кишки в значительной мере определяется секретами крупных пищеварительных желёз; неслучайно протоки печени (жёлчный проток) и поджелудочной железы впадают в самое её начало, которое названо двенадцатиперстной кишкой (duodenum). Именно в тонкой кишке протекает у большинства позвоночных основной процесс переваривания и всасывания пищи. Благодаря малой величине её поперечника площадь стенок велика относительно внутреннего объёма, что способствует эффективному всасыванию. У акуловых рыб тонкая кишка предельно коротка.

У наземных позвоночных конец тонкого кишечника резко переходит в заднюю кишку, в которой осуществляется обратное всасывание воды и формирование плотных экскрементов. Как правило, у рептилий и млекопитающих начало этого отдела расширено, асимметрично, нередко сильно вытянуто в длину, тем самым образуя слепую кишку (caecum; рис. 43, *16*); у птиц в этом месте отходит пара практически симметричных слепых кишок. Главная же часть задней кишки — это толстая кишка (colon), она может иметь на конце ещё прямую кишку для накопления и выбрасывания твёрдых остатков пищи. Задняя кишка открывается непосредственно наружу анальным отверстием (anus — у круглоротых, большинства костных рыб и почти всех млекопитающих) или в клоаку (cloaca), общий выводной отдел пищеварительной и мочеполовой систем. Выстилка заднего отрезка кишки или клоаки формируется за счёт впячивания эктодермы.

Печень (hepar) расположена в области желудка. Это сравнительно крупное плотное, гомогенное тело, образованное массой практически одинаковых энтодермальных клеток гепатоцитов. Печень пронизана разветвлениями печёночного протока, несущего жёлчь, и густой сетью кровеносных сосудов — артерий и вен. Поджелудочная железа — светло-серое, реже белое рыхлое тело, объединение мелких желёз, сходных с расположенными в стенках тонкой кишки. Благодаря их конденсации с образованием единой крупной железы успешно решается задача быстрого установления в новой порции материала, поступившего из желудка, химической среды, необходимой для эффективного переваривания пищи. Поджелудочная железа выделяет ферменты, расщепляющие белки и жиры в слабощелочной среде (это, прежде всего, трипсин и липаза). Жёлчь, выделяемая печенью, нейтрализует кислоту в приходящей из желудка пищевой массе и, кроме того, способствует эмульгированию жиров, что необходимо для их переваривания. Главный источник жёлчи — гемоглобин из отживших красных кровяных телец, который в растворе ядовит, но обезвреживается печенью. Кроме того, печень осуществляет детоксикацию (очистку от возможных токсинов) крови, притекающей к ней от кишечника, и запасает питательные вещества в виде жира или гликогена. Наконец, у части рыб и у всех наземных позвоночных печень связывает аммиак (ядовитый продукт распада белков), синтезируя из него мочевину или мочевую кислоту.

Органы дыхания. У первично-водных позвоночных дыхание осуществляется при помощи специализированного жаберного аппарата. Главный компонент жабры (branchia) — это тонкостенные и нежные жаберные лепестки, расположенные рядами по краям жаберных щелей.

Органами воздушного дыхания у наземных позвоночных служат лёгкие. Это тонкостенные и нежные, выстланные энтодермой эластичные мешки, открывающиеся в глотку на брюшной стороне. Их внутренняя поверхность носит более или менее выраженный ячеистый характер — от сети невысоких перегородок,

разделяющих ячейки, до плотной губчатой массы, пронизанной каналами. Как уже сказано, лёгкие развиваются из IV жаберных карманов, закладок последних жаберных щелей. Лёгкими обладают также некоторые примитивные костные рыбы. По-видимому, плавательный пузырь возник когда-то у древних представителей этого класса в качестве органа воздушного дыхания.

Сердечно-сосудистая система. Важнейшая функция транспорта воды, кислорода, питательных веществ, продуктов распада, а также химических сигналов (гормонов) и иммунных факторов принадлежит сердечно-сосудистой системе. Наконец, эта система организма участвует в распределении тепла. Она состоит у позвоночных из замкнутой кровеносной системы и незамкнутой лимфатической системы. Благодаря артериальному давлению, создаваемому сердечными сокращениями в артериях и капиллярах, плазма крови просачивается сквозь стенки капилляров в межклеточные пространства окружающих тканей и затем по системе лимфатических сосудов и лакун вновь возвращается в кровеносную систему, а именно в определённые участки вен. В плазме крови — бесцветной жидкости — плавают белые и красные кровяные клетки, лимфа содержит только белые тельца.

Кровеносная система (рис. 44) состоит из сердца (cardium, cor), составляющего центральный орган кровообращения, и кровеносных сосудов, образующих периферическую систему. Сердце развивается в основании брюшной аорты как местное расширение, образованное несколькими следующими друг за другом отделами. Роль насоса в нём в простейшем варианте выполняет одна камера с толстыми стенками из особой поперечно-полосатой мускулатуры — желудочек (ventriculus). Этот насос действует циклически, с перерывами, тогда как по капиллярам жабр и тела кровь движется с более или менее постоянной скоростью. Несовпадение рабочего режима требует компенсации, поэтому прежде чем попасть в желудочек, кровь проходит в сердце через один или даже два дополнительно вставленных последовательных отдела — венозную пазуху (sinus venosus) и предсердие (atrium). Это накопители венозной крови, загрузочные камеры для желудочка. А за желудочком по ходу крови может следовать отдельная камера амортизатора, выравнивающая скачки давления, — артериальный конус сердца (conus arteriosus). У подавляющего большинства костных рыб, а также у высших наземных позвоночных роль амортизатора перешла к крупным артериям (arteria) — сосудам, несущим кровь от сердца к органам тела. От органов к сердцу кровь возвращается по венам (vena). Артериальную и венозную кровь различают по иному критерию. Артериальной считают насыщенную кислородом (оксигенированную) кровь с низкой концентрацией растворённой углекислоты, а венозной — наоборот, кровь, бедную кислородом, но с относительно высокой концентрацией углекислоты. У первично-водных позвоночных — круглоротых и рыб — кровь в сердце венозная. От сердца она направляется в жабры, где становится артериальной и затем поступает к остальным органам тела. Оттуда уже в качестве венозной кровь возвращается в сердце. Таким образом, существует один-единственный круг кровообращения, нигде в кровеносном русле не происходит смешивания артериальной и венозной крови. В сердце только одно предсердие.

У земноводных органы воздушного дыхания, лёгкие сформировались в стороне от артериальных стволов, несущих кровь из сердца в голову, тем самым кровь в сердце земноводных не может оставаться чисто венозной, она должна быть хотя бы смешанной. Так дело и обстоит в действительности. Кровь из лёгких не про-

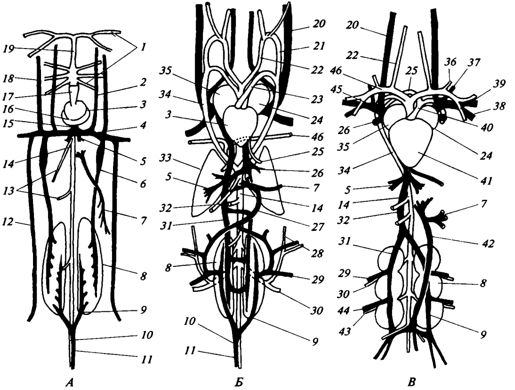


Рис. 44. Схемы кровеносной системы в трёх основных вариантах, присущих позвоночным животным:

А — несмешанное кровообращение с одним кругом (акула); *Б* — смешанное кровообращение с двумя кругами (ящерица); *В* — несмешанное кровообращение с двумя кругами (птица); *1* — приносящие жаберные артерии; *2* — наружная, или нижняя, яремная вена; *3* — желудочек; *4* — кювьеров проток; *5* — печёночная вена; *6* — задняя кардинальная вена; *7* — воротная вена печени; *8* — почка; *9* — воротная вена почки; *10* — хвостовая артерия; *11* — хвостовая вена; *12* — боковая вена; *13* — артерии к внутренностям; *14* — спинная аорта; *15* — венозная пазуха; *16* — предсердие; *17* — артериальный конус; *18* — передняя кардинальная вена; *19* — брюшная аорта; *20* — внутренняя яремная вена; *21* — сонный проток; *22* — общая сонная артерия; *23* — левая дуга аорты; *24* — левое предсердие; *25* — лёгочная артерия; *26* — лёгочная вена; *27* — брюшная вена; *28* — надчревная артерия; *29* — бедренная вена; *30* — бедренная артерия; *31* — общая подвздошная вена; *32* — задняя полая вена; *33* — лёгкое; *34* — правая дуга аорты; *35* — правое предсердие; *36* — плечевая артерия; *37* — плечевая вена; *38* — грудная вена; *39* — грудная артерия; *40* — лёгочный артериальный ствол; *41* — желудочки; *42* — копчиково-брыжеечная вена; *43* — седалищная артерия; *44* — седалищная вена; *45* — подключичная вена; *46* — подключичная артерия

должает движения по артериальному руслу, как после прохождения жабр у рыб, а возвращается в сердце по лёгочной вене, замыкающей второй, малый, круг кровообращения (см. рис. 44). В сердце поступившая сюда порция артериальной крови распределяется между органами неравномерно, поскольку встречается с венозной кровью только в желудочке и не успевает полностью смешиваться с ней. При этом важно, что предсердий у обладателей второго круга кровообращения два — по одному для каждого круга, а артериальный конус подразделён продольными перегородками на каналы, предвосхищающие дальнейшее ветвление на артериальные

стволы. Для рептилий характерны два важных нововведения. Во-первых, это усложнение внутреннего строения желудочка, дополнительно ограничивающее перемешивание в нём крови, во-вторых, полное разделение артериального конуса на три сосуда. У птиц и млекопитающих, обладателей четырехкамерного сердца, оно полностью разделено на две половины, чем устраняется смешивание артериальной и венозной крови. Правое предсердие и правый желудочек обслуживают малый круг, направляя венозную кровь в лёгкие, а левая половина сердца качает чисто артериальную кровь в большой круг.

Лимфатическая система состоит из лимфатических сосудов, сердец и желёз. Только крупные лимфатические сосуды обладают собственными соединительнотканными стенками, мелкие же представляют собой просто межклеточные пространства тела, куда жидкость (плазма крови, но без эритроцитов и с более низкой концентрацией белков) сочится сквозь стенки артерий и капилляров под влиянием артериального давления. Лимфатические сердца представляют собой небольшие расширения сосудов, снабженные клапанами и сокращающиеся за счёт гладкой мускулатуры в стенках или внешних сжимающих мышц. Лимфатические железы — это кроветворные органы, продуцирующие белые тельца (лимфоциты). К кроветворным органам в той или иной мере относится также селезёнка (lien), которая не связана с лимфатической системой.

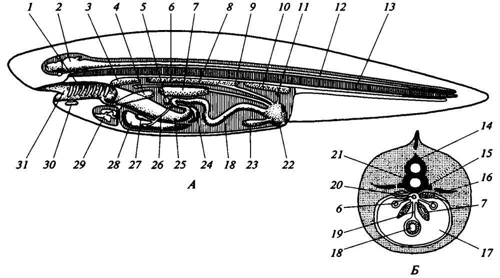


Рис. 45. Схемы строения тела позвоночного животного:

А — сагиттальный разрез; *Б* — поперечный разрез в области туловища; *1* — жаберные щели; *2* — головной мозг; *3* — головная почка (пронефрос); *4* — лёгкое (или плавательный пузырь); *5* — поджелудочная железа; *6* — мюллеров канал (яйцевод); *7* — гонада; *8* — туловищная почка (мезонефрос); *9* — вольфов канал (архинефрический проток); *10* — тазовая почка (метанефрос); *11* — вторичный мочеточник; *12* — спинной мозг; *13* — хорда; *14* — верхняя (невральная) дуга позвонка; *15* — нижняя дуга позвонка; *16* — ребро; *17* — целом; *18* — кишка; *19* — брыжейка; *20* — спинная аорта; *21* — тело позвонка; *22* — клоака; *23* — мочевой пузырь; *24* — селезёнка; *25* — желудок; *26* — жёлчный проток; *27* — жёлчный пузырь; *28* — печень; *29* — сердце; *30* — щитовидная железа; *31* — ротоглоточная полость

Полость тела. Позвоночные — обладатели вторичной полости тела, или целома (см. рис. 45, *17*), который, как и у ланцетника, выстлан мезодермальной плёнкой, брюшиной. Стенка тела выстлана изнутри париетальным листком, внутренние органы одеты висцеральным листком, а переходные сдвоенные участки называются мезентерием (mesenterium), в брюшной полости это брыжейки. Поскольку исходно присутствуют как спинная, так и брюшная брыжейки, первоначально целом разделен на две половины, левую и правую. Однако во взрослом состоянии брюшная брыжейка обычно отсутствует и целом оказывается единым. Он поделён и в продольном направлении. Его передняя камера — околосердечная сумка, окружённая перикардом. Остальная часть у большинства позвоночных — брюшная, или перитонеальная полость, но у многих амниот имеются также особые промежуточные отделы целома, плевральные полости, которыми окружены лёгкие. Таковы крокодилы, некоторые ящерицы и все млекопитающие.

Органы выделения. Выделительная система (рис. 46) представлена у позвоночных парой почек, т. е. компактными телами, состоящими из трубочек, почечных канальцев. Канальцы каждой почки открываются в специальный выводной проток — мочеточник (ureter). Мочеточники тянутся до заднего конца тела, где открываются наружу или в клоаку, общий выводной отдел для пищеварительной, выделительной и репродуктивной систем. Для большинства групп позвоночных характерен мочевой пузырь (vesica urinaria), связанный с клоакой или непосредственно с мочеточниками.

Органы размножения. Основу репродуктивной системы составляют половые железы, гонады, как правило, парные, реже имеется лишь одна железа — в центре или только на одной стороне. В женской половой железе, яичнике (ovarium) яйцеклетки формируются в поверхностном эпителии, отчего гонада обычно имеет неправильную внешнюю форму и крупнозернистую поверхность. Созревшая яйцеклетка, как правило, выпадает через разрыв окружающего ее скопления клеток (фолликула) в полость тела. Оттуда она через широкую перепончатую воронку попадает в длинный специальный проток — яйцевод (oviductus), которым выводится наружу или в клоаку.

Мужские половые железы — семенники (testiculus) — обычно имеют более правильную форму и гладкую, натянутую оболочку. Они находятся в состоянии тургора, поскольку размножение и созревание сперматозоидов идёт в стенках заполняющих гонаду канальцев. Выводные протоки семенников непосредственно связаны с семяпроводом.

Развитие почек и взаимосвязь мочевых и половых протоков (см. рис. 46). Выделительная функция должна выполняться почками, начиная с довольно ранних стадий эмбрионального развития, когда абсолютная величина и доступная сложность организации этих органов далеки от окончательного состояния. Поэтому в ходе индивидуального развития низших позвоночных формирование почек идет двумя волнами (за немногими исключениями), а у высших позвоночных развиваются почки трёх поколений. Первая называется предпочкой, пронефросом (pronephros; рис. 46, *1*), или головной почкой. Её канальцы появляются по одному на сегмент, начиная с переднего конца целома. Каждый каналец пронефроса снабжён воронкой, которая открывается в целом и покрыта изнутри мерцательным эпителием (нефростомом). Таково устройство элементарного компонента почки — нефрона. Другим концом канальцы головной почки соединены с общим, так называемым пронефрическим, протоком, который в качестве мочеточника тянется

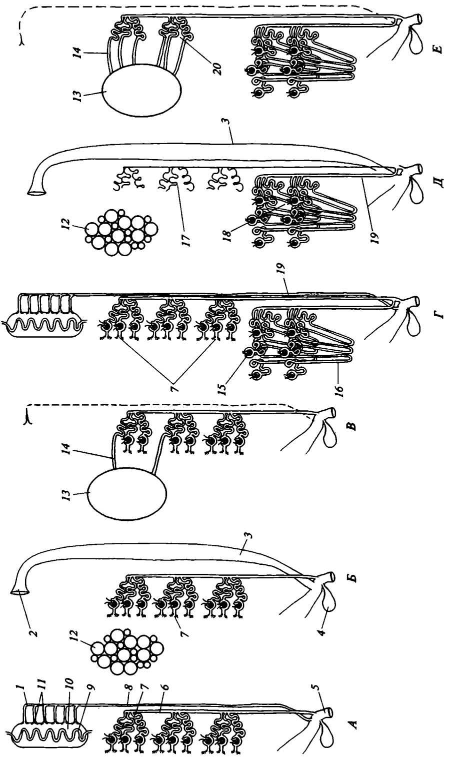

А
Б
В
Г
Д
Е

Рис. 46. Схема строения мочеполовой системы позвоночных:

А, *Г* — последовательно возникающие в онтогенезе поколения почек; *Б*, *Д* — состояние у самок; *В*, *Е* — у самцов; (*А*—*В* — картина у анамний; *Г*—*Е* — состояния, характерные для амниот); *1* — головная почка (предпочка, пронефрос); *2* — воронка яйцевода; *3* — яйцевод ; *4* — мочевой пузырь; *5* — клоака; *6* — вольфов канал — архинефрический проток; *7* — туловищная почка (первичная, мезонефрос); *8* — мюллеров канал; *9* — сосудистый клубок; *10* — внешняя целомическая камера; *11* — воронки — нефростомы; *12* — яичник; *13* — семенник; *14* — семявыносящий каналец; *15* — почечное тельце; *16* — петля Генле; *17* — рудимент мезонефрической почки; *18* — тазовая почка (вторичная, метанефрос); *19* — вторичный мочеточник; *20* — придаток семенника

назад и впадает в клоаку. Связанный с головной почкой участок целома обособляется в виде внешней камеры пронефроса (рис. 46, *10*), из которой мерцательные воронки гонят жидкость по мочеточнику наружу. В стенке внешней камеры почки расположен клубок тонких артерий — артериол (рис. 46, *9*), из которых в камеру под артериальным давлением осуществляется фильтрация плазмы крови.

У более старшего зародыша, когда нефроны пронефроса успевают развиться в 5—7 передних сегментах туловища, их характер в последующих метамерах изменяется, что свидетельствует о переходе к другой почке — первичной почке, мезонефросу (mesonephros), или туловищной почке (рис. 46, *7*). Здесь формируется по несколько канальцев на сегмент, и при каждом, помимо воронки, имеется почечное (или мальпигиево) тельце. Оно представляет собой маленькую целомическую камеру (так называемую боуменову капсулу) с артериальным клубочком внутри. Пронефрический проток при этом тем или иным способом удваивается — продольно расщепляется или просто переходит к новой почке в качестве её мочеточника, но тогда второй канал развивается заново. Для этих протоков существуют старые традиционные термины: мюллеров канал, сохраняющий связь с пронефросом (рис. 46, *8*), и вольфов канал (по-новому названный ныне архинефрическим протоком), принадлежащий мезонефросу (рис. 46, *6*). Туловищная почка пожизненно функционирует у круглоротых (по крайней мере, у миног), рыб и земноводных.

У самок низших позвоночных роль яйцевода (рис. 46, *3*) выполняет мюллеров канал, вход в который (воронка), как предполагают, развивается из передней воронки пронефроса. Он открывается в клоаку или непосредственно во внешнюю среду (у некоторых костных рыб) отдельно от мочеточника, в роли которого фигурирует вольфов канал.

У самцов низших позвоночных роль семяпровода выполняет вольфов канал (архинефрический проток), а сама туловищная почка, помимо своей специфической функции, играет роль посредника между ним и семенником. В некоторых случаях эта роль равномерно распределена по длине почки, а упомянутый канал мезонефроса полностью совмещает функции мочеточника и семяпровода, как, например, у осетровых (костнохрящевых) рыб или бесхвостых амфибий. В других случаях в почке чётко разделяются две области — репродуктивная и выделительная; у хрящевых рыб и хвостатых амфибий архинефрический проток выполняет только роль семяпровода, а почки обслуживают одна или несколько пар мочеточников, развившихся заново.

У высших наземных позвоночных — рептилий, птиц и млекопитающих — позади мезонефроса развивается третье поколение нефронов (почечных канальцев), относящееся уже к вторичной почке, метанефросу (metanephros), или тазовой

почке (рис. 46, *18*). Здесь также возникает много канальцев в каждом сегменте, но нет мерцательных воронок, тазовая почка обслуживается вторичным мочеточником (рис. 46, *19*), представляющим собой отросток из конца вольфова канала. Канальцы тазовой почки сложнее подразделены на функционально различные участки, особенно у птиц и млекопитающих — начальный и конечный извитые канальцы, между которыми вставлено длинное и узкое U-образное колено, так называемая петля Генле (рис. 46, *16*).

Что же касается выведения половых продуктов, то оно у высших позвоночных происходит точно так же, как у низших рыб и амфибий, особенно близко к схеме, упомянутой для хрящевых рыб и хвостатых земноводных. У самок яйцевод — производное мюллерова канала с гипертрофированной воронкой головной почки, а у самцов придаток семенника (рис. 46, *20*), возникающий как рудимент эмбриональной туловищной почки, препровождает семя в её бывший мочеточник — вольфов канал, выполняющий роль семяпровода.

Органы внутренней секреции, части эндокринной системы, управляют деятельностью организма при помощи разносимых кровью химических сигналов — гормонов. Таким способом они не только регулируют функционирование различных органов и систем органов, но и их индивидуальное развитие. Кратко рассмотрим важнейшие эндокринные железы.

Щитовидная железа (glandula thyroidea, см. рис. 147, *3*) — гомолог эндостиля ланцетника, оболочников и личинки миноги. Соответственно она развивается из слизистой оболочки (внутренней поверхности) брюшной стенки глотки, первоначально формируя углубление, дно которого погружается в мягкие ткани и отшнуровывается в виде одного или двух небольших тел. Щитовидная железа выделяет в кровь иодсодержащий гормон тироксин, который стимулирует метаболизм, особенно связанный с окислением, процессы роста и развития.

Надпочечники (glandula suprarenalis, см. рис. 102, *2* и 177, *1*) — небольшие парные тела, которые нередко тесно примыкают к почкам. Выделяемый расположенным в глубине мозговым веществом адреналин оказывает на различные органы важное стимулирующее действие, как бы безадресно распространяя эффект симпатической нервной системы. Ещё более значительное, хотя и тонкое действие производят гормоны коры надпочечников, в частности, вызывая напряжение окислительных процессов и ряда других функций организма, сопутствующее стрессу.

К органам внутренней секреции необходимо относить также *половые железы*, поскольку они выделяют половые гормоны, оказывающие огромное влияние на развитие организма и многие особенности его функционирования. Эндокринная секреция присуща также одной из пищеварительных желёз — поджелудочной железе, которая выделяет инсулин, необходимый для усвоения глюкозы и тем самым позволяющий контролировать её концентрацию в крови.

Гипофиз (hypophysis), или подмозговая железа (см. рис. 41, *11*), примыкает снизу к дну промежуточного мозга, к расположенной здесь воронке. Он формируется в эмбриональном развитии из двойного источника — с одной стороны, из нервной ткани на вершине воронки, с другой стороны, из участка эктодермы, которая погружается и отшнуровывается в виде пузырька от крыши ротовой полости. Гипофиз выполняет функции гуморального регулятора всех висцеральных процессов. Он выделяет очень важный гормон роста, гормон, регулирующий сокращение гладких мышц в стенках сосудов, в стенке матки и т.д., далее, мела-

ноцитостимулирующий гормон (МСГ), вызывающий расширение пигментных тел — меланофоров — и общее потемнение окраски у животных, а также гормон, управляющий водным балансом в организме, — аргинин-вазотоцин. С помощью нескольких гормонов гипофиз стимулирует развитие и активность других желёз — щитовидной железы, надпочечников, половых желёз (отдельно продукцию гамет, отдельно выделение половых гормонов), млечных желёз млекопитающих.

Развитие зародыша. Зрелое яйцо позвоночного обычно имеет несколько оболочек. Во-первых, это собственная клеточная мембрана яйцеклетки, называемая первичной оболочкой. Во-вторых, это вторичная оболочка, продукт выделения других клеток яичника, в частности, окружающих яйцеклетку на многих этапах её развития в виде пузырька, так называемого фолликула. Наконец, для многих позвоночных характерны третичные оболочки, наслаиваемые на поверхность яйца во время его движения по яйцеводу. Сюда относится так называемый белок яиц хрящевых рыб и твердая рогоподобная скорлупа, окружающая яйца многих из них, затем студенистые оболочки икринок земноводных, белковые кожистые и известковые оболочки (скорлупа) яиц рептилий и птиц.

Количество питательных веществ, запасённых в яйце в виде желтка, широко варьирует. Особенно богаты желтком яйца акуловых рыб, пресмыкающихся и птиц. Мало желтка в яйцах миног, большинства лучепёрых рыб, земноводных; фактически нет желтка у плацентарных млекопитающих.

Большой запас желтка в яйце, по сути дела, служит выражением заботы о потомстве, представляет собой важный вклад матери в тело особей следующего поколения, избавляющий потомство от необходимости самостоятельного сбора материала на самых ранних этапах эмбриогенеза (на стадии личинки). Этим достигается определённая изоляция зиготы и зародыша от внешней среды под покровом прочной скорлупы. Правда, должна сохраняться возможность диффузии через скорлупу дыхательных газов. Степень защиты эмбриона существенно повышается в результате инкубирования яиц в теле матери до самого вылупления детёнышей. Такая задержка означает переход от *яйцерождения* к *яйцеживорождению*. Последнее широко распространено среди представителей акул, скатов, ящериц, змей и характерно для сумчатых млекопитающих.

Утрата непосредственного контакта яиц с внешней средой делает проблематичным их газообмен, дыхание, что мешает сохранению полной изоляции яиц. Мать всегда транспортирует при помощи своей кровеносной системы кислород к стенкам мюллерова канала, в котором почти во всех случаях инкубируются зародыши (у немногих групп костистых рыб — в полости мешковидного яичника). Тем же путём выводится двуокись углерода. Таким образом, при яйцеживорождении та или иная степень контакта зародыша с организмом матери необходима, что создаёт предпосылки и для передачи зародышу питательных веществ. Установление подобного потока, питание зародыша матерью в ходе инкубации составляет важный признак настоящего *живорождения*. В совершенном состоянии оно характерно для всех плацентарных млекопитающих (их яйцеклетка не имеет желтка), но у некоторых пластиножаберных хрящевых рыб и чешуйчатых рептилий известны разнообразные переходные состояния, которые трудно уверенно отнести к той или иной категории.

При сравнительно небольшом количестве желтка яйца называют голобластическими. Для зиготы их обладателей характерно полное дробление, хотя обычно и неравномерное, так что бластомеры крупнее на стороне вегетативного полюса, чем

на противоположном. Но бластула получается шаровидной, с сегментационной полостью (бластоцелем) внутри. У меробластических яиц, переполненных желтком, дробление захватывает лишь небольшой участок цитоплазмы на анимальном полюсе, формируется зародышевый диск, целиком относящийся к эктодерме. Щелевидный бластоцель расположен между ним и подстилающим желтком.

Гаструляция у обладателей голобластических яиц, например у земноводных, сопровождается двумя сопряжёнными процессами — инвагинацией, т.е. вворачиванием более крупных клеток вегетативного полюса, и эпиболией, т.е. обрастанием этих клеток пластом более мелких бластомеров. В результате получается типичная гаструла, двухслойный зародыш, обладающий энтодермой и полостью первичной кишки. Средний зародышевый листок — мезодерма — образуется в области губ бластопора, т. е. в зоне контакта эктодермы и энтодермы, откуда она постепенно распространяется внутрь зародыша. В принципе сходная картина характерна, например, для акул — низших позвоночных, обладающих меробластическим яйцом. У них наблюдается инвагинация в узкой зоне, на заднем краю зародышевого диска. Обрастание желтка эктодермой происходит более широким фронтом — по всему периметру зародышевого диска.

У пресмыкающихся и представителей вышестоящих классов в центральной части зародышевого диска формируется утолщение, посреди которого возникает продольная первичная бороздка, обнаруживающая некоторые свойства бластопора. В этой области клетки эктодермы мигрируют в глубину и дают начало двум другим зародышевым листкам — энтодерме и мезодерме. Обрастание желтка краями зародышевого диска идёт при этом совершенно независимо от первичной бороздки.

Следующее важное событие в индивидуальном развитии — процесс нейруляции, т.е. образования центральной нервной системы. Из эктодермы спинной стороны выделяется нервная пластинка, окружённая нервным валиком. Пластинка погружается, сворачиваясь в трубку, и отшнуровывается от остальной эктодермы, которая смыкается над ней. Нервные валики погружаются параллельно с нервной трубкой и образуют по бокам от неё так называемые нервные гребни (см. рис. 31, *11*), скопления индивидуально мигрирующих клеток с очень высокими и разнообразными формообразовательными способностями. Из них формируются нейроны многочисленных ганглиев тела, откладывающие дентин чешуй и зубов одонтобласты, пигментные клетки, миелиновые оболочки нервных волокон (источник окраски «белого вещества»), висцеральный скелет и отчасти мозговой череп, сухожилия висцеральных мышц головы и т.д.

От спинной стороны первичной кишки — как раз напротив нервной трубки — отшнуровывается продольный тяж, хорда, а по бокам от неё тем же способом формируются мезодермальные зачатки. Позже они сегментируются, подразделяясь на сомиты, полости в которых возникают за счет расщепления клеточных масс.

Описанным образом нервная трубка, хорда и мезодерма формируются у круглоротых, рыб и земноводных. У рептилий, птиц и млекопитающих эти процессы протекают в так называемом головном отростке, впереди от первичной бороздки.

На процесс индивидуального развития сильно влияет количество желтка в яйце. При большом запасе растущий зародыш всё сильнее приподнимается над его поверхностью, формируя желточный мешок и отделяясь от него сужением — стебельком. Вылупляются или рождаются такие детеныши полностью сформированными, готовыми существовать в рамках родительской экологической ниши. Если же желтка мало, его запас рано оказывается заключён внутрь тела зародыша и мало-

заметен. В то же время он не покрывает потребностей зародыша, фактически предопределяя необходимость личиночной стадии, самостоятельного активного питания в условиях иной экологической ниши, нежели та, которую занимают взрослые особи этого вида. Эта закономерность не распространяется на большинство птиц и на млекопитающих, в эволюции которых удачно возникли иные пути передачи матерью (у многих птиц — обоими родителями) питательных веществ зародышу, нежели через запас желтка. Имеется в виду снабжение более или менее беспомощных детенышей приносимым кормом, а у зверей — передача материала через плаценту и вскармливание молоком.

Заслуживает рассмотрения судьба отдельных зародышевых листков. Эктодерма принимает определяющее участие в формировании кожных покровов, образуя наружный слой кожи — эпидермис и все его производные, такие как кожные железы, роговые твёрдые образования, у рептилий и млекопитающих — эмаль зубов. Эктодермой выстланы также крайние участки пищеварительной системы — ротовая полость и самый конец клоаки. Далее, из эктодермы формируются все части нервной системы, а также все органы чувств.

Энтодерма служит источником внутренней выстилки практически всей кишечной трубки, за отмеченными выше исключениями, а также её производных, таких как плавательный пузырь рыб и лёгкие. Затем клетками энтодермы образована основная масса нескольких желёз, таких как печень, поджелудочная железа, щитовидная, зобная.

Мезодерма формирует всю кровеносную систему, выделительную и половую, всю мускулатуру и соединительно-тканные образования, включая собственно кожу (кориум) и скелет. Соединительно-тканные компоненты входят в качестве опорных и в состав таких органов, как кишечный тракт, печень, лёгкие.

РАЗДЕЛ БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ (AGNATHA)

КЛАСС КРУГЛОРОТЫЕ (CYCLOSTOMATA)

Характеристика класса

Среди круглоротых различают миног (Petromyzones) и миксин (Myxini). Миксины сильно уклоняются от миног по своей организации, вероятно, даже вторично упрощенной. Многие авторы в настоящее время признают объединение обеих групп в общий класс искусственным и противопоставляют миксин не только миногам, но всем остальным позвоночным. В связи со сказанным в приводимой характеристике класса имеется в виду организация миног. Своеобразие этих первичноводных позвоночных чётко выявляется уже в ходе внешнего осмотра (рис. 47, *А*). Прежде всего, эти животные лишены челюстей, миноги вместо них имеют присасывательную предротовую воронку (рис. 47, *Б*, *8*), которая опирается на прочное хрящевое кольцо (см. рис. 49, *14*), окружающее ротовое отверстие. Круглоротые не имеют костных кожных чешуй и настоящих зубов; их ротовой аппарат вооружён роговыми зубцами (рис. 48, *Б*, *27*). У круглоротых нет парных

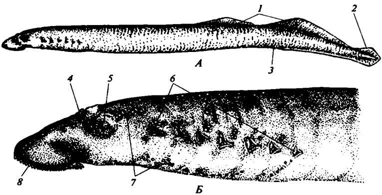


Рис. 47. Речная минога:

А — общий вид; *Б* — увеличенное изображение головы; *1* — спинные плавники; *2* — хвостовой плавник; *3* — местоположение мочеполового сосочка и анального отверстия; *4* — ноздря; *5* — глаз; *6* — наружные отверстия жаберных мешков; *7* — органы боковой линии; *8* — предротовая воронка

Рис. 48. Сагиттальный разрез передней части тела миноги (*А*), *Б* — фрагмент в крупном масштабе:

1 — головной мозг; *2* — назогипофизарный мешок; *3* — спинной мозг; *4* — хорда; *5* — предсердие; *6* — кишка; *7* — гонада; *8* — печёночный дивертикул кишки; *9* — печень; *10* — венозная пазуха сердца; *11* — желудочек сердца; *12* — брюшная аорта; *13* — внутренние отверстия жаберных мешков; *14* — дыхательная трубка; *15* — ротовая полость; *16* — предротовая воронка; *17* — роговые зубцы языка; *18* — ноздря; *19* — клапан ноздри; *20* — обонятельный мешок; *21* — пинеальный и парапинеальный органы; *22* — гипофиз; *23* — пищевод; *24* — парус; *25* — язычная мускулатура; *26* — хрящ языка; *27* — роговые зубцы воронки

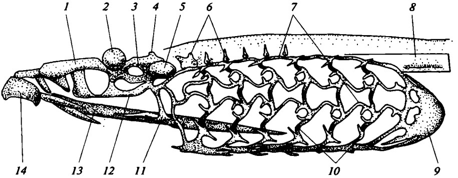


Рис. 49. Скелет головы миноги. Вид сбоку:

1 — задний верхний (трабекулярный) хрящ; *2* — обонятельная капсула; *3* — мозговая капсула; *4* — зачаточная крыша мозговой капсулы; *5* — слуховая капсула; *6* — элементы позвоночника, верхние дуги; *7* — продольные комиссуры жаберной решётки; *8* — хорда; *9* — сердечный хрящ; *10* — жаберные дуги; *11* — мандибулярный хрящ; *12* — подглазничная дужка; *13* — язычный хрящ; *14* — кольцевой хрящ

плавников. Для них характерна единственная, непарная ноздря (рис. 47, *Б*, *4*; 48, *Б*, *18*), хотя обонятельная полость обнаруживает признаки подразделения на правую и левую половинки. Дополнительные признаки касаются особенностей жаберного аппарата. Миноги имеют висцеральный скелет в виде сплошной жаберной решётки (рис. 49, *10*), охватывающей снаружи жаберные мешки, таким образом, висцеральные дуги не расчленены.

При чрезвычайно архаичной общей организации представителей круглоротых им удалось удержаться в современной фауне благодаря эффективной адаптации к питанию. Это хищники, которые охотятся на беспозвоночных (только миксины), и полупаразиты, потребляющие кровь и мягкие ткани малоподвижных и уснувших рыб; тем самым они имеют доступ к чрезвычайно нежному и питательному корму.

Миноги и миксины образуют два подкласса.

ПОДКЛАСС МИНОГИ (PETROMYZONES)

Строение тела миноги

Внешнее строение. В качестве реального объекта для рассмотрения организации миног использована речная минога (*Lampetra fluviatilis*). Как и у других современных круглоротых, её змеевидное тело (см. рис. 47, *А*) в основном круглое в поперечном сечении, только в области хвоста заметно сплюснуто с боков. Голова, туловище и хвост плавно переходят друг в друга. На голове расположена круглая в рабочем состоянии присасывательная воронка (см. рис. 48, *А*, *16*), имеющая тенденцию закрываться, сплющиваясь с боков. По краям воронка несёт мелкие и нежные кожные сосочки (см. рис. 47, *Б*, *8*), способные обеспечивать необходимую для надёжного присасывания герметичность контакта. Присасываясь к гладкой поверхности, минога создает ротовой воронкой разрежение от −0,5 до

–6 см водяного столба. Но при попытке оторвать присосавшуюся миногу от этой поверхности её воронка выдерживает вакуум до –120 см водяного столба. Жёлтые роговые зубы на внутренней поверхности воронки сформированы эпидермисом и не имеют ничего общего с зубами рыб. Верхняя и нижняя поперечно вытянутые зубные пластинки лежат в глубине воронки по краям ротового отверстия, через которое видна вершина языка, также вооруженная зубной пластинкой. По бокам головы сквозь кожу просвечивают хорошо развитые глаза. Веки отсутствуют, и роговица непосредственно переходит в обычную кожу. На верхней стороне головы открывается непарная ноздря. На боках головы открываются семь пар жаберных отверстий. В задней половине тела развиты два спинных плавника и хвостовой плавник, относимый к дифицеркальному типу (вторично-симметричный как внешне, так и внутренне). На границе хвоста брюшная поверхность имеет узкую ямку, из которой слегка выдвинут мочеполовой сосочек (см. рис. 47, *А*, *3*) с отверстием на конце. Непосредственно впереди от него в ту же ямку открывается анальное отверстие.

Кожные покровы. Кожа у миноги мягкая и гладкая, без признаков чешуи. Многослойный эпидермис богат одноклеточными слизистыми железами. На голове располагается несколько рядов маленьких светлых бугорков, представляющих собой органы боковой линии (см. рис. 47, *Б*, *7*). Один ряд довольно далеко заходит по боковой стороне туловища назад. Каждый круглый бугорок рассечен посередине глубоким желобком, в котором размещена чувствующая почка боковой линии — невромаст. Края желобка защищают его от прикосновения твёрдых тел.

Скелет миноги построен из соединительно-тканных плёнок и хряща.

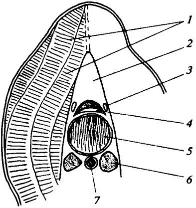
Осевой скелет представлен почти исключительно хордой, которая, как и у ланцетника, легко изгибается, но несжимаема продольно, поскольку образована оболочкой с прочными кольцевыми волокнами, заполненной полужидким содержимым. Хорда миноги идеально кругла в поперечном сечении (рис. 50, *5*), потому что внутри неё нет поперечных мышц, таких как у ланцетника (см. с. 9). Хорда заключена в соединительно-тканный чехол, который охватывает её вместе со спинным мозгом и эффективно защищает последний, тем более что формирует над ним толстую жировую подушку («соединительно-тканный позвонок»). По бокам от спинного мозга в эту плёнку заключены маленькие вертикальные хрящевые стерженьки по две пары на сегмент, которые считаются настоящими зачатками позвонков, их верхними (невральными) дугами.

Череп построен весьма примитивно (т.е. архаично; см. рис. 49) и сильно уклоняется от модели, известной у рыб. Своеобразие состоит в поверхностном расположении висцерального скелета, образующего цельную решётку из нерасчленённых дуг (см. рис. 49, *10*), а также в присутствии особого скелета ротового аппарата (предротовой воронки и языка).

Мозговая капсула представляет собой коробку без крыши, на месте которой имеется лишь узкая поперечная хрящевая полоска. Переднюю стенку коробки образует крупная обонятельная капсула (см. рис. 49, *2*), единая (со слегка раздвоенной полостью внутри), прикреплённая к остальному черепу лишь волокнистой соединительной тканью. Вперёд от этой капсулы горизонтальное дно коробки продолжается выпуклым широким задним верхним хрящом (см. рис. 49, *1*), который называется также трабекулярным, поскольку развивается из трабекул (см. с. 67). К задней части коробки с боков прикреплены яйцевидные слуховые капсулы

Рис. 50. Поперечный разрез через туловище миноги. Фрагмент.

1 — миомеры и миосепты; *2* — защищающая спинной мозг соединительно-тканная подушка («соединительно-тканный позвонок»); *3* — невральная дуга; *4* — спинной мозг; *5* — хорда; *6* — задняя кардинальная вена; *7* — спинная аорта



(см. рис. 49, *5*). Затылочного отдела, выступающего назад от этих капсул, череп не имеет, он здесь короче, чем у рыб.

Скелет предротовой воронки, образованный несколькими парными и непарными хрящами, лежит впереди и ниже трабекулярного хряща. Из его компонентов заслуживают упоминания кольцевой хрящ (см. рис. 49, *14*), охватывающий ротовое отверстие и дающий опору кожно-мускульной предротовой воронке, и длинный хрящ языка (см. рис. 49, *13*).

Висцеральный скелет представляет собой ажурную корзину из изогнутых хрящевых стебельков, охватывающую жаберный аппарат снаружи. В нем можно насчитать 8 неполных кольцевых элементов — дуг (см. рис. 49, *10*) и 4 пары продольных (см. рис. 49, *7*), которыми дуги соединены между собой. Сзади корзину замыкает тонкий чашеобразный сердечный хрящ (см. рис. 49, *9*). Впереди от корзины различают еще две пары стебельков, закладки которых некоторые считают гомологами жаберных дуг. Это подглазничная дужка (см. рис. 49, *12*) и лежащий позади неё мандибулярный хрящ (см. рис. 49, *11*).

Скелет хвостового и спинных плавников образован рядами тонких хрящевых лучей.

Мышечная система. Основная мускульная масса в теле миноги образована соматическими мышцами. Это париетальная (боковая) мускулатура, состоящая, как и у ланцетника, из разделённых миосептами миомеров. В области жаберного аппарата эта мускулатура вытеснена, но сохраняется выше и в меньшем объёме — под ним. Среди висцеральных мышц тонкий слой поверхностных кольцевых волокон сжимает жаберную корзину. Специфичны сложная мускулатура присасывательной воронки и длинная мощная мускулатура языка.

Нервная система. Нервная система в целом построена значительно более примитивно (архаично), чем у позвоночных, относящихся к разделу челюстноротых. Периферические нервы круглоротых лишены миелиновых оболочек, и поэтому скорость проведения нервных импульсов в них не превышает 5 м/с. Для сравнения: миелинизированные нервные волокна амфибий при толщине всего в несколько мкм проводят нервные импульсы со скоростью до 50 м/с, а у млекопитающих — до 120 м/с.

Головной мозг круглоротых (рис. 51) по отношению к массе тела («коэффициент цефализации») составляет наименьшую величину среди позвоночных жи-

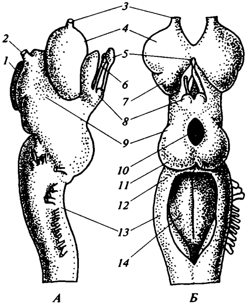


Рис. 51. Головной мозг миноги. Вид сбоку (*А*) и сверху (*Б*):

1 — гипофиз; *2* — зрительный нерв; *3* — обонятельный нерв; *4* — обонятельная луковица; *5* — пинеальный орган; *6* — парапинеальный (париетальный) орган; *7* — конечный мозг; *8* — габенулярные ганглии; *9* — промежуточный мозг; *10* — зрительный желудочек; *11* — зрительная доля среднего мозга; *12* — локализация специфических нейронов мозжечка; *13* — продолговатый мозг; *14* — ромбовидная ямка

вотных, хотя центральные проекции основных анализаторов размещены в нём традиционным образом: конечный (передний) мозг принимает обонятельные нервы, крыша среднего мозга обрабатывает зрительную информацию, а продолговатый мозг связан со слуховой рецепцией, вестибулярным аппаратом, органами боковой линии, тактильными и вкусовыми рецепторами.

Из обычных для позвоночных пяти отделов головного мозга у круглоротых ясно представлены четыре. По массе больше других отделов у круглоротых развит продолговатый мозг (рис. 51, *13*). Крайне недоразвит мозжечок, который внешне совершенно не выражен и может быть выявлен в ткани переднего края ромбовидной ямки (рис. 51, *12*) только гистологически. В области среднего мозга нервная трубка как бы развернута, что характерно только для миноги. Значительный участок её крыши лишён нервного вещества и образует между скромно выраженными зрительными долями окно (рис. 51, *10*), прикрытое сосудистым сплетением, приблизительно так же, как в продолговатом мозге. Крыша промежуточного мозга несет два глазоподобных органа (пузырчатых глаза) на длинных наклоненных вперед стебельках. Эти органы развиваются путем выпячивания стенки мозга и соединены с двумя расположенными здесь несимметричными, или габенулярными, ганглиями (скоплениями нейронов). Задний (и верхний) пузырчатый глаз представляет собой пинеальный орган (рис. 51, *5*), гомолог эпифиза, а передний (и нижний) — это так называемый теменной глаз (рис. 51, *6*). Дно промежуточного мозга несёт подмозговую железку, гипофиз (рис. 50, *1*). Впереди от гипофиза, как и в других случаях, отходят зрительные нервы, которые у одних лишь круглоротых не образуют перекрёста.

Конечный мозг (рис. 51, *7*) практически полностью разделён на две половины (полушария) внедряющимся между ними промежуточным мозгом; от этого отдела мозга отходит пара обонятельных нервов. Вследствие отмеченного недоразвития затылочного отдела мозгового черепа IX и X головные нервы отходят от мозга уже за его пределами.

Спинной мозг у миноги плоский, ремневидный, сплющенный сверху вниз (см. рис. 50, *4*). Как и у позвоночных других классов, от спинного мозга отходят спинные и брюшные нервные корешки, но они непосредственно переходят в спинномозговые нервы, не объединяясь перед их формированием, как у остальных.

Органы чувств. *Орган обоняния* у круглоротых, как отмечалось ранее, представлен непарным обонятельным мешком, в который ведёт единственная ноздря (см. рис. 48, *Б*, *18*) и который заключён в единую тонкостенную обонятельную капсулу. Канал ноздри (иначе — назогипофизарный канал) проходит перед обонятельным мешком как бы по касательной; через отверстие в дне черепа он направляется под череп и под залегающий в его брюшной стенке передний конец хорды, продолжаясь в слепо оканчивающийся назогипофизарный мешок (см. рис. 48, *А*, *2*). Последний отделён лишь мягкими перепонками от ротовой полости, способной создавать разрежение, всасывая корм. Благодаря этому назогипофизарный мешок работает как своего рода пипетка, всасывая воду через канал ноздри. Особый перепончатый клапан (см. рис. 48, *Б*, *19*) забрасывает часть этого потока в обонятельный мешок, омывая его эпителий и, таким образом, осуществляя принудительную смену проб воды.

Органы боковой линии — невромасты (чувствующие почки; см. рис. 32, *Б*) — располагаются рядами поверхностно (см. рис. 47, *Б*, *7*) и имеют простое строение (см. ранее). Они иннервируются волокнами латерального нерва (сопровождающими VII и X головные нервы) и служат для восприятия движения водных потоков или возмущений относительно тела животного.

Вестибулярный аппарат, или *внутреннее ухо*, — производное органов боковой линии, утратившее прямую связь с внешней средой и служащее для восприятия линейных ускорений, в частности контроля за положением тела в гравитационном поле (отолитовый аппарат), и угловых ускорений при поворотах головы животного (полукружные каналы). У миноги перепончатый лабиринт имеет только два полукружных канала (у миксин — даже один). Как предполагают, миноги, тем не менее, способны контролировать повороты тела во всех трёх плоскостях: предполагают, что в каждом канале (и прилегающем участке полости перепончатого лабиринта) за счёт биения специальных ресничек поддерживается кольцевой поток эндолимфы, от которого можно ожидать инерционных свойств волчка и, соответственно, способности контролировать повороты занимаемой каналом плоскости по отношению к двум осям.

Органы зрения устроены примитивно, однако соответствуют общей схеме для позвоночных. Аккомодация парных глаз достигается у миног уникальным образом: при сокращении переднего миомера он натягивает образованные кожей наружные слои роговицы. В результате последняя уплощается и давит на хрусталик, приближая его к сетчатке; тем самым осуществляется наводка на дальние объекты.

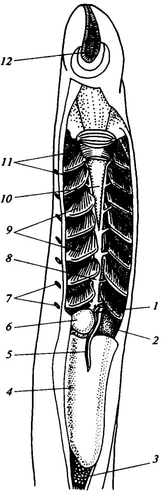
Органы пищеварения. Минога питается жидкой пищей, это кровь рыб и результат растворения мягких тканей содержащимися в слюне пищеварительными ферментами. Чрезвычайная питательность и лёгкая усвояемость такого корма предопределили скромные размеры и простоту кишечника. Но если ланцетник (как и личинка миноги) отцеживает корм из воды в глотке, то у миноги он исходно отделён от воды и не должен смешиваться с ней. В связи с этим глотка как таковая отсутствует, она полностью разделена на два канала — для корма и для воды как дыхательного субстрата.

Пищеварительная система начинается предротовой воронкой, усеянной изнутри роговыми зубцами (см. рис. 48, *Б*, *27*). Вооруженный роговыми зубцами мощный мускулистый язык проделывает отверстие в коже рыбы и служит поршнем при всасывании крови. «Слюнные железы» миноги — парные мешковидные образования — погружены в вентральную мускулатуру головы, а их протоки открываются под языком. Секрет этих желёз не только содержит пищеварительные ферменты, но и действует физиологически как антикоагулянт, препятствуя свёртыванию крови у жертв миноги. Из короткой ротовой полости (см. рис. 48, *А*, *15*) далее ведут два отверстия, разделённые горизонтальной перегородкой с бахромчатым краем. Под перегородкой расположен вход в дыхательную трубку (см. рис. 48, *А*, *14*), которая слепо оканчивается перед сердцем, а выше — в более узкий и покрытый изнутри складками пищевод (см. рис. 48, *Б*, *23*). Он тянется на всём протяжении дыхательного аппарата, затем необычным образом отклоняется от средней линии, огибая сердце слева, и переходит в прямой кишечник, который не образует изгибов или заметных расширений до самого анального отверстия. Анатомически оформленной поджелудочной железы у миног нет. Однако в стенке начального отдела кишки находятся скопления клеток с секреторными гранулами, содержащими сильно действующий протеолитический фермент трипсиновой группы, максимально активный при pH 7,5—7,8. Часть этих клеток с зимогенными экзокринными свойствами покрывает стенки печёночного дивертикула кишки (см. рис. 48, *А*, *8*), слепого выроста, направленного вниз и погруженного в объёмистую печень. У миног есть и эндокринная порция поджелудочной железы — скопления фолликулов, размещённых в стенке кишечной трубки немного позади упомянутого дивертикула. Экспериментально показано, что при разрушении этих фолликулов концентрация сахара в крови миноги возрастает. Иначе говоря, эти фолликулы соответствуют клеткам β-типа, вырабатывающим инсулин у высших позвоночных. Клеток α-типа, вырабатывающих глюкагон, у миног не обнаружено.

Некоторое увеличение всасывательной поверхности кишечника достигнуто благодаря продольной складке внутренней выстилки, которая свешивается в просвет кишечника с чуть заметным косым ходом и названа спиральным клапаном (см. рис. 54, *4*). Кишечник лежит в брюшной полости свободно, брыжейки отсутствуют. Печень клиновидна (см. рис. 48, *А*, *9*); жёлчный пузырь отсутствует.

Органы дыхания. Дыхательная система у миноги образована семью парами жаберных мешков (рис. 52, *9*); выстилающему их изнутри эпителию прежде приписывали энтодермальное происхождение, но пока это мнение не получило надёжного подтверждения. Жаберные мешки открываются наружными жаберными отверстиями (рис. 52, *7*) во внешнюю среду, а внутренними жаберными отверстиями (см. рис. 48, *13*) соединены с дыхательной трубкой, производной глотки. Внутренняя поверхность мешков очень велика благодаря сложным, ветвистым складкам эпителия — системе жаберных лепестков. У свободно плавающей миноги вода попадает в жаберные мешки спереди, через ротовую полость и дыхательную трубку, а изгоняется через наружные отверстия. «Выдох» осуществляется за счёт сжатия всей корзины висцерального скелета вместе с жаберными мешками путём сокращения упомянутой поверхностной (висцеральной) мышцы с кольцевыми волокнами. Обратное движение выполняется за счёт упругости изогнутых хрящевых стебельков жаберной корзины, растягивающей мешки. Свобода взаимных перемещений мешков и других частей жаберного аппарата обеспечивается окружающими

Рис. 52. Вскрытая минога (передняя часть тела). Вид с брюха:
1 — венозная пазуха сердца; *2* — предсердие; *3* — яичник; *4* — печень; *5* — печёночная вена; *6* — желудочек сердца; *7* — наружные жаберные отверстия; *8* — брюшная аорта; *9* — жаберные мешки; *10* — дыхательная трубка; *11* — лимфатические пазухи; *12* — предротовая воронка



их прослойками жидкости, поскольку в голове мощно развита система лимфатических синусов (пазух).

У присосавшейся миноги описанный ход воды невозможен, наоборот, существует угроза всасывания воды из дыхательной трубки в ротовую полость, которую предотвращает так называемый парус (velum), расположенный в переднем конце дыхательной трубки (см. рис. 48, *Б*, *24*). Это наклонённый вершинами назад двустворчатый клапан, который при напоре воды сзади поворачивается вперёд и плотно перекрывает дыхательную трубку, изолируя её от ротовой полости. В этом случае вода входит в мешки и выходит из них через наружные отверстия.

Кровеносная система. У круглоротых, как и у рыб, существует лишь один круг кровообращения (рис. 53), и в сердце у них находится чисто венозная кровь. Сердце включает три отдела: венозную пазуху, предсердие и желудочек. Образованная этими отделами цепочка зигзагообразно изогнута, причём не сверху вниз, как у рыб, а слева направо. Сердце резко асимметрично: предсердие (рис. 53, *5*) расположено слева, желудочек (рис. 53, *13*) — справа, а венозная пазуха (рис. 53, *12*) — по центру, между ними, в виде вертикальной трубки. Сердце миноги иннервируется волокнами блуждающего нерва и содержит собственные нервные клетки. Из желудочка выходит брюшная аорта (см. рис. 53, *16*) и идёт вперёд непосредственно под дыхательной трубкой. Основание брюшной аорты вздуто, оно образует луковицу аорты (bulbus aortae; рис. 53, *14*); передняя (конечная) половина аорты раздвоена. Аорта посылает в обе стороны 8 пар приносящих жаберных артерий к жаберным перегородкам — по одной впереди от каждого мешка и ещё одну позади от заднего. Насыщенная кислородом кровь от жаберных мешков собирается по восьми выносящим жаберным артериям в непарную спинную аорту (рис. 53, *4*), проходящую непосредственно под хордой. Её передний конец раздваивается, посылая в голову две сонные артерии (рис. 53, *1*), а назад она несёт кровь ко всем органам тела.

Венозная кровь от хвоста течёт вперёд по хвостовой вене (рис. 53, *7*), которая разделяется на пару задних кардинальных вен (рис. 53, *6*), впадающих в верхний конец трубки венозной пазухи сердца. Спереди к нему аналогичным образом подходит от головы пара передних кардинальных вен (рис. 53, *3*). Поскольку сердце располагается по центру, а тонкий пищевод огибает его сбоку, нет кювьеровых

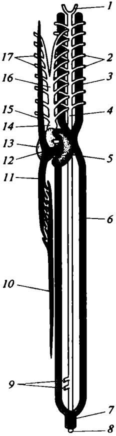


Рис. 53. Схема кровеносной системы миноги. Вид вполоборота с брюха и сбоку (с левой стороны):

1 — общая сонная артерия; *2* — выносящие жаберные артерии; *3* — передняя кардинальная вена; *4* — спинная аорта; *5* — предсердие; *6* — задняя кардинальная вена; *7* — хвостовая вена; *8* — хвостовая артерия; *9* — артерии к кишке; *10* — воротная вена печени; *11* — печёночная вена; *12* — венозная пазуха сердца; *13* — желудочек сердца; *14* — луковица аорты; *15* — нижняя ярёмная вена; *16* — брюшная аорта; *17* — приносящие жаберные артерии

протоков, какие у рыб несут кровь в обход пищевода из кардинальных вен к сердцу. От мощной мускулатуры языка к сердцу приходит непарная нижняя ярёмная вена (рис. 53, *15*), впадающая в брюшной конец венозной пазухи. От кишечника по подкишечной вене и далее по воротной вене печени (рис. 53, *10*) кровь поступает в этот орган, где вена распадается на капилляры. Пройдя через печень, кровь собирается в непарную печёночную вену (рис. 53, *11*), впадающую в венозную пазуху вместе с нижней ярёмной.

Органы выделения. У миноги тонкая ремневидная мезонефрическая почка (рис. 54, *13*) располагается в задней половине брюшной полости, прилегая к боковой стенке тела. По нижнему краю почки проходит мочеточник (вольфов канал, или архинефрический проток; рис. 54, *10*) в виде узкой каймы. Вблизи заднего конца брюшной полости почки обрываются, а мочеточники продолжаются дальше, объединяются и формируют мочеполовой синус (рис. 54, *8*), который открывается на вершине короткого мочеполового сосочка, выступающего из углубления позади анального отверстия.

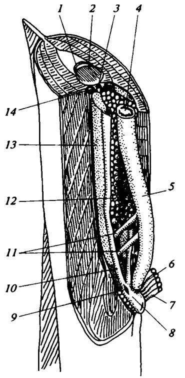
Концентрация солей в плазме крови миног составляет около 30 % от таковой морской воды, т.е. около 120 мМ/л по эквиваленту NaCl. В пресной воде миноги избавляются от переобводнения, выделяя гипотоничную мочу. При этом соли реабсорбируются клетками столбчатого эпителия в почечных канальцах и могут поглощаться даже из очень слабых растворов с помощью специальных хлоридных клеток (или ионоцитов), размещённых на жаберных лепестках. В морской воде эти же клетки удаляют из организма миног избыток моновалентных ионов, поддерживая гипотоничность плазмы крови (дивалентные ионы удаляются через кишечник и почки).

Органы размножения. Оба пола имеют по крупной непарной мешковидной гонаде (рис. 54, *12*). Во время нереста в результате разрыва стенки гонады половые продукты выпадают в брюшную полость, откуда проникают внутрь мочеполового синуса через парные отверстия в его боковых стенках — половые поры (рис. 54, *9*). Оттуда через отверстие мочеполового сосочка гаметы попадают в воду, где и происходит оплодотворение. Таким образом, у миноги связь выделительной и репродуктивной систем очень слаба.

Развитие. Ювенильные (молодые) особи миноги живут в совершенно иных условиях, нежели взрослые, и используют для своего роста другие пищевые ресурсы. Это свидетельствует о существовании у миног *личиночной стадии*

Рис. 54. Органы мочеполовой системы самки миноги на вскрытии. Вид вполоборота с брюха и сбоку:

1 — спинной мозг; *2* — хорда; *3* — спинная аорта; *4* — спиральный клапан; *5* — кишечник; *6* — анальное отверстие; *7* — сжимающий область мочеполового синуса и анального отверстия кольцевой мускул (разрезан); *8* — мочеполовой синус; *9* — половая пора; *10* — мочеточник; *11* — остаток брыжейки с сосудами к кишечнику; *12* — яичник; *13* — почка; *14* — задняя кардинальная вена



развития. Выклевывающаяся из икринки (диаметром в 1 мм) личинка — пескоройка (рис. 55) — живёт в реках 4—5 лет, зарываясь в донный грунт и фильтруя микропланктон подобно ланцетнику, правда, как и положено представителю подтипа позвоночных, она прогоняет воду активно, т.е. за счёт работы мышц, а не мерцательного эпителия. Главная роль в этом процессе принадлежит парусу (velum; рис. 55, *12*), расположенному на входе в глотку. Он снабжён хрящевым скелетом и мышцами, благодаря которым выполняет поперечные движения в роли двустворчатого клапана и смещается продольно, проталкивая воду наподобие поршня. В остальном глотка выглядит довольно примитивно. На дне располагается эндостиль (рис. 55, *10*), который позже погружается в дно глотки, превращаясь в щитовидную железу. Разделение глотки на дыхательную трубку и пищевод у пескоройки еще не наступило. Метамор-

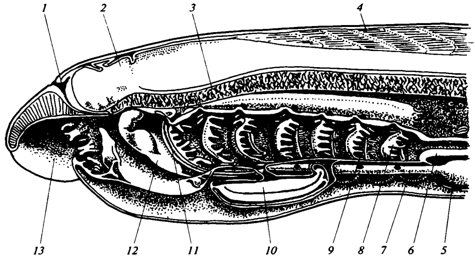


Рис. 55. Сагиттальный разрез головы личинки миноги — пескоройки:

1 — назогипофизарный канал; *2* — головной мозг; *3* — хорда; *4* — осевая мускулатура; *5* — сердце; *6* — пищевод; *7* — брюшная аорта; *8* — жаберные лепестки; *9* — жаберные щели; *10* — эндостиль; *11* — окологлоточное кольцо; *12* — парус; *13* — ротовая полость

физируя, личинки скатываются в море, где нагуливаются до половозрелости, питаясь преимущественно кровью рыб, к которым присасываются на несколько дней, до гибели хозяина.

ПОДКЛАСС МИКСИНЫ (MYXINI)

Миксины фигурируют в роли хищников, потребляя кольчатых червей и других бентосных беспозвоночных. При нападении на рыбу они также убивают её. В то же время они склонны потреблять падаль. Но миксины заметно отстают от миног по уровню общей организации и в некоторых отношениях уклоняются от характерных для них принципов устройства, в чём можно видеть свидетельство независимого происхождения.

У миксин (рис. 56) атрофированы глаза, полукружные каналы внутреннего уха объединены в один канал, отсутствуют спинные плавники. Для них не характерен активный контроль осмотических показателей внутренней среды организма, которые полностью соответствуют морской воде (это осмоконформеры, а не осморегуляторы, как остальные позвоночные). В связи с этим почки построены очень примитивно, у некоторых представителей — по типу головной почки, но только на всем протяжении брюшной полости. Соответственно миксины могут жить лишь при довольно высоком уровне солёности (32—34 ‰). У миксин нет такой предротовой воронки, как у миног, передний конец тела слегка заострён и снабжён несколькими короткими щупальцами. Здесь расположено ротовое отверстие, а над ним — направленная вперёд ноздря. Назогипофизарный ход не образует слепого мешка, а открывается задним концом на рубеже ротовой полости и глотки — это предносовая пазуха (рис. 56, *2*). Мощный язык (рис. 56, *11*, *12*, *14*), в целом гомологичный языку миноги, способен не только пробуравливать кожу рыбы, но также отделять и транспортировать в рот кусочки мягких тканей, что позволяет миксинам прогрызать в теле жертвы глубокие ходы. Кожа миксин способна к интенсивной секреции слизи. Вдоль брюха тянется двойной ряд пор — выводных отверстий крупных слизистых желёз.

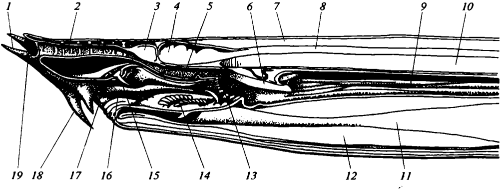


Рис. 56. Сагиттальный разрез передней части тела миксины:

1 — носовые щупальца; *2* — предносовая пазуха; *3* — обонятельный мешок; *4* — головной мозг; *5* — назогипофизарный канал; *6* — парус; *7* — осевая мускулатура; *8* — спинной мозг; *9* — глотка; *10* — хорда; *11* — основная хрящевая пластинка языка; *12* — мускулатура языка; *13* — отверстие из ротовой полости в глотку; *14* — зубы языка; *15* — нёбный зуб; *16* — ротовая полость; *17* — ротовое отверстие; *18* — ротовые щупальца; *19* — ноздря

Общий уровень обмена веществ у миксин очень низок; они поглощают в покое 0,2 см^3 O_2/кг массы тела/мин, что в 5 раз ниже аналогичного показателя для костистых рыб. Наружные жаберные отверстия формируют у миксин более или менее длинные каналы, отклонённые назад. У представителей части родов каналы слиты и открываются парой отверстий где-то на уровне сердца. Скелет жаберного аппарата у миксин отсутствует, несомненно, вторично; они прогоняют воду через жаберные мешки (которых бывает до 15 пар) при помощи взмахивающих внутри глотки мускулистых лопастей, велярного аппарата (не гомологичного парусу миноги, см. рис. 56). Поэтому миксины едва ли могут дышать одновременно с кормёжкой. Кстати, глотка у них не разделена.

Циркуляцию крови у миксин поддерживают не одно, а несколько сердец. Главное («жаберное») сердце лишено иннервации и собственных нервных клеток. Оно создаёт очень слабое систолическое давление, почти в 4 раза ниже, чем, например, у хрящевых рыб. Продвижению крови по венам способствуют сокращения дополнительных сердец в области головы, печени и хвоста.

Хотя кровь и тканевые жидкости миксин изотоничны по отношению к морской воде, они несколько отличаются по составу солей; основную роль в регуляции солевого обмена приписывают почкам.

Миксинам присущ своеобразный гермафродитизм: поначалу они функционируют в качестве самцов, позже превращаются в самок. Они откладывают в небольшом числе крупные (длиной примерно 25 мм) вытянутые яйца в рогоподобной оболочке с порами для проникновения сперматозоидов при наружном оплодотворении. Яйца содержат много желтка и при развитии претерпевают дискоидальное дробление. Детёныши проходят прямое развитие (личиночная стадия отсутствует).

Разнообразие, распространение, образ жизни и значение круглоротых

Миноги распространены в умеренных зонах обоих полушарий, но не заходят в тропики, промежуток тридцатых параллелей. Во взрослом состоянии они могут существовать и в морской, и в пресной воде, однако размножение их возможно только в пресных водах. Соответственно этому морские формы в сезон размножения совершают анадромные (против течения) нерестовые миграции по рекам, иногда на многие сотни километров. Виды, меняющие в течение своего жизненного цикла среду обитания с морской на пресноводную, называются проходными. К их числу относятся, например, хорошо известные европейская речная минога (*Lampetra fluviatilis*) и каспийская минога (*Caspiomyzon wagneri*), а также самый крупный представитель миног — морская минога (*Petromyzon marinus*), широко распространенная в Северной Атлантике от восточного побережья США и Канады до северо-западного побережья Европы. К проходным относятся и миноги из Южного полушария, встречающиеся у побережий Южной Америки, Австралии, Тасмании и Новой Зеландии.

Нерестовые миграции европейской речной миноги продолжаются с марта и до глубокой осени. В ходе миграции миноги не питаются, используя в качестве источника энергии жировые запасы, накопленные при обитании в море. За это время у них созревают половые продукты, и они приобретают яркую брачную окраску (у речной миноги — оранжевую с чёрным). Атрофируется кишечник,

притупляются вершины роговых зубцов в ротовой воронке, зато увеличиваются плавники, особенно у самок, у самцов же увеличивается мочеполовой сосочек. В конце весны или начале лета самцы строят на нерестилище гнездо, перетаскивая камни с помощью ротовой воронки (латинское и греческое названия миног — *Lampetra* и *Petromyzon* — означают «лижущие камни»). Самка с помощью анального плавника роет неглубокую продолговатую ямку в донном гравии и песке, куда затем и откладывает икру. Самец в это время прикрепляется ротовой воронкой к верхней поверхности головы самки и поливает отложенную икру молоками. Спаривание может повторяться несколько раз подряд. Оплодотворение у миног наружное, причём сперматозоиды сохраняют жизнеспособность в пресной воде не более минуты. Отложенную в ямку икру самка покрывает песком, чтобы кладку не сносило течением. После нереста взрослые особи гибнут от истощения.

Отложенные икринки (числом от 6—8 тысяч до нескольких десятков тысяч у морской миноги) инкубируются до выклева около двух недель. Вылупившиеся личинки (пескоройки) сплывают несколько ниже по течению, где зарываются в грунт и начинают самостоятельно питаться органическим детритом, одноклеточными водорослями и бактериями. Личиночное развитие может занимать от 3—4 до 14 лет, после чего 6—10 месяцев продолжается метаморфоз. Молодые миноги скатываются в море, где начинают питаться, нападая на морских рыб.

Около половины современных видов миног весь свой жизненный цикл проводят в пресной воде. Так называемые полупроходные формы во взрослом состоянии населяют крупные озёра, а нерестятся невдалеке в окружающих реках. Около десятка видов миног этой группы населяют пресноводные озёра в окрестностях Нью-Йорка и американские Великие озёра. Из них наиболее известна озёрная форма морской миноги, населявшая до начала XIX в. озеро Онтарио и верховья реки Святого Лаврентия. Но построенный в 1829 г. обводной канал в обход Ниагарского водопада позволил морской миноге проникнуть в озёра Эри, Гурон, Мичиган и Верхнее, в которых она нанесла катастрофический ущерб местной фауне лососёвых рыб. С 1948 г. в США и Канаде были предприняты детальные исследования жизненного цикла морской миноги с целью разработки защитных мер против этой напасти. В ходе почти 10-летнего поиска были найдены химические вещества, губительно действующие на пескороек и безопасные для рыб. Обработка ими нерестилищ миноги резко снизила её численность. Стадо аборигенных видов промысловых рыб постепенно восстановилось, хотя о полном снятии угрозы говорить пока рано, поскольку на истребительные меры уцелевшая популяция ответила сокращением сроков полового созревания и некоторым увеличением плодовитости.

Проходная форма упомянутого вида — морская минога (*Petromyzon marinus*) — самая крупная среди миног (до 100 см длиной). Речная минога может достигать 40 см. Мельче озёрные и особенно ручьевые виды (от 20 см), нерестовых миграций у этих видов не бывает. Таковы ручьевые миноги, европейская (*Lampetra planeri*) и две дальневосточные. У них ослаблена роль взрослого состояния в жизненном цикле. Сравнительно мелким озерным видам присущ отказ от паразитического питания, полное ограничение питания фильтраторной кормёжкой личинки (с накоплением большого количества жира). Наиболее мелкие ручьевые виды даже перешли к неотении (к размножению в личиночном состоянии).

Различают 5 родов и около 40 видов миног. Среди промысловых видов миног наиболее популярны европейская речная и каспийская миноги, которых вылав-

ливают обычно во время нерестового хода. Количество вылавливаемых особей в конце XIX в. исчислялось многими миллионами. В настоящее время из-за возведения на реках плотин, препятствующих нерестовым миграциям, и загрязнения вод промышленными отходами количество вылавливаемых миног сократилось многократно. Однако популярность миног в качестве пищевого продукта не убывает, чему способствуют, помимо привлекательного вкуса, отсутствие у них костной ткани, жёлчного пузыря и посторонних включений в кишечнике. Миног употребляют в пищу в жареном, копченом и маринованном виде.

В отличие от миног все миксины исключительно морские животные. В современной фауне подкласс миксин представлен лишь одним отрядом Миксинообразные (Myxiniformes) с одним семейством Миксиновые (Myxinidae), в котором различают четыре рода.

Обычно миксины держатся у дна и будучи фотофобами (избегая света) зарываются в дневное время в ил. По ночам отправляются на охоту, ориентируясь главным образом с помощью обоняния. Добывают многощетинковых червей и других беспозвоночных, поедают трупы рыб. Нападают миксины и на живую рыбу, внедряясь в тело жертвы через рот или жаберную щель. Выделяя обильную слизь, миксина выключает дыхательную систему рыбы и с помощью роговых зубов на языке способна полностью выесть изнутри мягкие ткани жертвы, оставив от неё только кожный покров и кости скелета. Понятен урон, который наносят миксины, повреждая рыбу, попадающую в ставные сети, и при траловом лове.

У пиявкоротых миксин (*Bdellostoma*, *Eptatretus*) наружные жаберные отверстия открываются самостоятельно, а не объединены, как у прочих (более специализированных) миксин. Они достигают в длину 80 см, распространены в водах Тихого океана у берегов Японии, вдоль западного побережья Северной и Южной Америки, а также у берегов Южной Африки. Нападают и на вполне здоровых рыб.

Более других известен пиявкорот Бургера (*Eptatretus burgeri*), обитающий на прибрежных мелководьях у Японских островов и в акватории Кореи. Будучи серьёзным вредителем рыболовства, пиявкорот Бургера, достигающий 60 см в длину, и сам употребляется местным населением в пищу в копчёном виде. В этих же районах, но на больших глубинах (50 — 500 м) распространена японская парамиксина (*Paramyxine atami*), которую добывают специальными самоловами и употребляют в пищу в вареном и жареном виде.

Наиболее известна обыкновенная миксина (*Myxine glutinosa*), населяющая Северную Атлантику, на юг до Средиземного моря. Наибольший вред рыболовству она наносит у побережья Америки (в заливе Мэн), а также у берегов Норвегии и Швеции. Сама же в пищу не употребляется.

Тонкотелая миксина (*Nematyxine elongata*) встречается только у берегов Новой Зеландии.

Всего различают около 65 видов миксин.

Эволюционная история бесчелюстных

Круглоротые — это дожившие до нашего времени представители раздела Бесчелюстные (Agnatha), в прошлом богатой формами группы позвоночных. Организация круглоротых, видимо, довольно глубоко, хотя и не полностью, отражает особенности вымерших форм бесчелюстных. Почти все сохранившиеся в

палеонтологической летописи бесчелюстные имели минерализованные кожные чешуи или даже панцирь из костеподобного материала.

Из позднего кембрия и раннего ордовика Северной Америки, Гренландии и Шпицбергена известны фрагменты твёрдых пластинок из гидроксиапатита (основного минерального компонента кости) толщиной 0,1 мм, с очень своеобразной микроструктурой; их обладатель назван анатолеписом (*Anatolepis*). Поверхность пластин покрывали бугорки, образованные дентином. Дентин пронизан канальцами, содержащими отростки откладывающих его клеток-одонтобластов, которые остаются на внутренней поверхности дентиновых колпачков. Гистологически пластины отличалось от типичной кости, поскольку не включали ни замурованных клеток (остеоцитов), ни канальцев. Такой материал назван аспидином.

Информации о внешнем облике этого животного пока нет. Но, судя по сопутствующей фауне, это было морское животное, притом, скорее всего, придонное.

Другие, более поздние формы бесчелюстных — рыбообразные животные, тело которых покрывал костный панцирь из крупных и мелких пластин, а иногда и сплошные костные щиты. Этих животных так и назвали панцирнокожими, или щитковыми (Ostracodermi; рис. 57, 58). Ископаемые бесчелюстные делятся на два класса: Двуноздрёвые (Diplorhina, или Pteraspidomorphi, по имени широко распространённого рода *Pteraspis* — рис. 57, *Е*), в который входят подклассы Телодонты (Thelodonti; рис. 57, *Ж*) и Гетеростаки, т.е. Инопанцирные (Heterostraci), а также класс Одноноздрёвые (Monorhina, или Cephalaspidomorphi, по имени рода *Cephalaspis* — рис. 58, *Д*, *Е*), в который включают подклассы Галеаспиды, т.е. Шлемопанцирные (Galeaspida), Анаспиды, т.е. Беспанцирные (Anaspida), и Остеостраки, или Костнопанцирные (Osteosraci). В класс Одноноздрёвые есть основания включать в качестве подкласса и Круглоротые, а также, видимо, найденных недавно в среднедевонских отложениях Австралии Питуриаспиды (Pituriaspida).

Рассмотрение ископаемых бесчелюстных мы начнём с класса Двуноздрёвые (рис. 57), подкласса Телодонты (рис. 57, *Ж*), известного с позднего ордовика (некоторые относимые к телодонтам чешуи известны и из раннего ордовика). Их тело было покрыто мелкими полыми дентиновыми зубчиками, которые на разных частях тела довольно сильно различались. После смерти животного эти чешуи обычно рассыпались, известно лишь небольшое число отпечатков, дающих представление об общем облике телодонтов. Тело было уплощено, впереди расширено. Под крупными плоскими боковыми выступами тела, предположительно, парными грудными плавниками (рис. 57, *10*) располагались 8 пар обособленных жаберных отверстий. У некоторых форм имелись спинной, анальный плавники, а у одого телодонта — и брюшные плавники. Недавно обнаружены останки своеобразных вилкохвостых телодонтов. Телодонты считаются наиболее близкой группой к родоначальникам челюстноротых.

Другой подкласс Двуноздрёвые — Гетеростраки — имели покрывавший голову и переднюю часть туловища панцирь из взаимно налегающих пластин разного размера и формы, которые, судя по «годичным кольцам» рельефа, нарастали по периметру и раздвигались, не препятствуя пожизненному росту этих животных. Поверхность пластин несла узор из полых дентиновых зубчиков. Под слоем дентина располагался губчатый слой аспидина разной степени ажурности.

Тело большинства представителей этой группы было несколько сплюснуто сверху вниз, рот был нижним, а на верхней стороне головного щита располагались

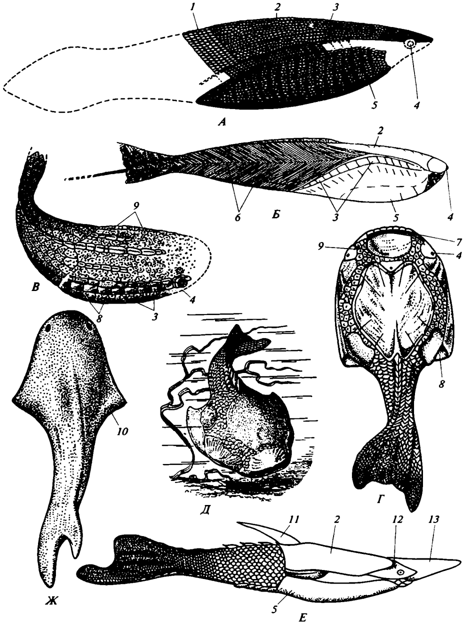


Рис. 57. Вымершие представители бесчелюстных. Двуноздрёвые Панцирнокожие (Diplorhina):

А — раннеордовикский представитель гетеростраков *Arandaspis*; *Б* — также относимый к арандаспидам среднеордовикский *Sacabambaspis*; *В* — немного более поздний *Astraspis*; *Г* — девонский представитель псаммостеид (из инопанцирных) *Drepanaspis*; *Д* — то же, реконструкция; *Е* — раннедевонский представитель инопанцирных (Heterostraci) *Pteraspis*; *Ж* — силурийский представитель телодонтов (Thelodonti); *1* — туловищная чешуя; *2* — дорсальная пластинка; *3* — жаберные пластинки; *4* — глазница; *5* — вентральная пластинка; *6* — шевроны; *7* — рот; *8* — жаберное отверстие; *9* — тессеры; *10* — плоский вырост (возможно, грудной плавник); *11* — спинной шип; *12* — глазничная пластинка; *13* — ростральная пластинка

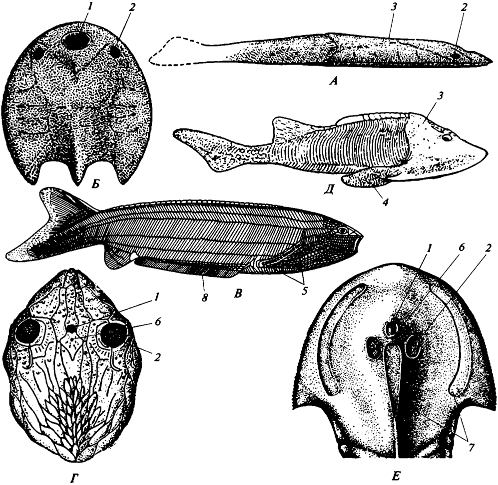


Рис. 58. Вымершие представители бесчелюстных. Одноноздрёвые Панцирнокожие (Monorhina):

А — силурийский представитель галеаспид *Polybranchiaspis*; *Б* — головной щит полибранхиасписа, вид сверху; *В* — верхнесилурийский представитель беспанцирных (Anaspida) *Pharyngolepis*; *Г* — голова фаринголеписа, вид сверху; *Д* — верхнесилурийский и девонский представитель костнопанцирных (Osteostraci) *Cephalaspis*; *Е* — головной щит цефаласписа, вид сверху; *1* — назогипофизарное отверстие; *2* — глазница; *3* — головной щит; *4* — грудной плавник; *5* — жаберные отверстия; *6* — пинеальное отверстие; *7* — сенсорные поля; *8* — парная плавниковая складка

отверстия для глаз и продольные каналы органов боковой линии. Ноздри, по-видимому, были парными, хотя на многих образцах они не видны. С внутренней стороны на спинном панцире были хорошо заметны отпечатки парных обонятельных мешков, головного мозга, глазоподобного пинеального органа и слухового лабиринта с двумя вертикальными полукружными каналами, а латеральнее тянулись ряды отпечатков жаберных мешков. У более поздних, послеордовикских форм мешки открывались не наружу, а в продольные каналы, выводные отверстия которых видны с правой и левой сторон на заднем краю головного щита (рис. 57.

Б). Внутренний скелет не окостеневал, парных конечностей не было, а хвостовой плавник у разных видов был построен по-разному: задний конец осевого скелета вовсе не отклонялся от оси позвоночника (дифицеркальный плавник), заходил в нижнюю лопасть плавника (гипоцеркальный) или верхнюю (эпицеркальный).

В состав гетеростракий включают наиболее ранних панцирных позвоночных, для которых известна форма тела. Это ордовикские Arandaspida и Astraspida. *Arandaspis* из раннего и *Sacabambaspis* из среднего ордовика (см. рис. 57, соответственно *А* и *Б*) представлены отпечатками, передающими рельеф пластин и форму передней части тела. Они имели сплошные верхнюю и нижнюю пластины головы, не допускавшие роста, и набор боковых пластинок, прикрывавших жаберный аппарат, причём каждый из почти двух десятков жаберных мешков открывался самостоятельным отверстием. Более поздний, среднеордовикский *Astraspis* (см. рис. 57, *В*) имел лишь восемь наружных жаберных отверстий. Среди поздних гетерострак интересны две группы — псаммостеиды (представитель — *Drepanaspis* — рис. 57, *Г, Д*) с толстым панцирем, вторично распадающимся на множество пластин, и амфиаспиды со слитыми воедино передними пластинами панциря и с особыми заглазничными жаберными отверстиями у некоторых видов.

Представители другого класса, Одноноздрёвые, известны с раннего силура (рис. 58). Внешне они легко опознаются по непарной ноздре (рис. 58, *1*), располагавшейся между глазами перед пинеальным органом. Это состояние считается производным от такового двуноздрёвых.

Довольно примитивный подкласс Галеаспиды (рис. 58, *А, Б*) известен с раннего силура по поздний девон Южного Китая и Индокитая, где они, видимо, развивались в изоляции. Переднюю часть тела у них покрывал аспидиновый панцирь, состоявший из спинной и брюшной пластин. Расположением борозд для каналов боковой линии напоминали гетерострак. О плавниках данных нет. Были ещё парные носовые мешки, а назогипофизарный канал прорывался в пищеварительный тракт, как у миксин. Жаберных мешков было от восьми до двух десятков пар. Внутренний скелет состоял из хряща, облицованного тонким слоем кости (перихондральным окостенением).

Небольшой по числу сохранившихся видов подкласс Anaspida (Беспанцирные; см. рис. 58, *В, Г*) известен с раннего силура по поздний девон. Обладатели веретеновидного тела, видимо, плававшие в толще воды; вместо сплошного панциря имелись мелкие продолговатые чешуи, рот был конечным, хвост — гипоцеркальным. Среди анаспид встречаются также обладатели анального плавника и парных плавников в виде длинной узкой каймы (рис. 58, *В, 8*). Наружных жаберных отверстий 6—15 и более пар, многие анаспиды, очевидно, прокачивали через глотку воду, отфильтровывая из нее корм. Некоторые виды вполне подходят на роль предков миног.

Последний ископаемый подкласс Одноноздрёвые — Остеостраки (рис. 58, *Д, Е*). У представителей этой группы голова была покрыта сплошным панцирем, костным щитом (рис. 58, *3*), после формирования которого становился невозможным дальнейший рост тела. Глубокий слой щита был образован настоящей костью с замурованными клетками-остеоцитами. Именно это отражает название группы — Костнопанцирные, Osteostraci, в отличие от инопанцирных (Heterostaci) из класса Двуноздрёвые, обладателей иного панциря. Перихондральное окостенение выстилало у остеострак и все поверхности внутреннего хрящевого скелета — внутренние полости, каналы для сосудов и нервов, что позволило еще в конце

20-х годов XX столетия шведскому палеонтологу Э. Стеншё реконструировать по сериям срезов (точнее, шлифов) внутреннее строение головы этих животных. Оказалось, что многими особенностями внутреннего строения остеостраки близко напоминают миног.

На сплошном щите, покрывающем сверху голову остеострак, располагались три поля (два боковых и одно срединное; рис. 58, *Е*, *7*), к которым подходили широкие каналы от области головного мозга (для нервов или сосудов). Вероятнее всего это были электросенсорные поля. На нижней стороне головы округлое поле было занято мозаикой мелких щитков. По его периметру открывался ряд наружных жаберных отверстий, а впереди — щелевидное ротовое отверстие. Висцеральный аппарат остеострак был странным образом далеко выдвинут вперёд относительно мозга и глаз, что мешает искать в остеостраках предковую группу для современных круглоротых. Тем более это (как и непарная ноздря) мешает выводить из остеострак челюстноротых, хотя такие попытки предпринимались прежде и продолжаются. У остеострак имелся эпицеркальный хвостовой плавник, многие из них обладали парными («грудными») плавниками (рис. 58, *Д*, *4*) с широким основанием. У относительно примитивного *Ateleaspis* было два спинных плавника.

Круглоротые, близкие по своему облику к современным формам, впервые появляются в девоне.

Важно отметить, что палеозойские остракодермы традиционно считаются микрофагами, о чём говорит отсутствие у них челюстей, слабое развитие органов чувств и головного мозга, преобладание мелких размеров, тихоходность из-за влияния костного панциря. Те же черты типичных микрофагов сохранились и у современных круглоротых. И хотя миксины питаются, как хищники (пожирающие полихет) или падальщики, по сути, они остались детритофагами. Правда, жёсткий панцирь передней части тела гетеростpак противоречит версии детритофагии, ибо должен был мешать значительному изменению объема глотки, необходимому для прокачивания воды. Этих животных считают скорее собирателями мелких беспозвоночных. А миноги, превратившись в эктопаразитов, сохранили, в сущности, механизм питания микрофагов, не говоря уже об их личинке — пескоройке. Существует иное мнение, которое связывает сложное развитие головного мозга и органов чувств уже самых ранних позвоночных (в сравнении с другими вторичноротыми) с предполагаемой макрофагией их предков, с активным хищничеством. Действительно, у некоторых телодонтов по отпечаткам реконструируют крупный желудок, что, например, среди рыб бывает характерно только для хищников.

РАЗДЕЛ ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ (GNATHOSTOMATA)

Важнейшим этапом в эволюции позвоночных явилось приобретение ими челюстей. Именно челюсти и переход к макрофагии, хищничеству стали сильнейшим стимулом к совершенствованию опорно-двигательной системы, обменных и анализаторных систем, спинного и головного мозга. Однако возможные предки челюстноротых пока надёжно не установлены. До появления первых ископаемых

находок челюстноротых в силуре позвоночные были представлены только панцирными бесчелюстными. Но, несмотря на большую древность и структурное разнообразие остракодерм, построить на этом фундаменте родословное древо челюстноротых весьма затруднительно, хотя попытки такого рода предпринимаются до сего дня.

Чтобы выяснить происхождение челюстноротых, необходимо понять их отличия от бесчелюстных. Для сравнения с бесчелюстными в первую очередь следует рассмотреть наиболее архаичных представителей челюстноротых — хрящевых рыб. Среди них пластиножаберные имеют жаберные мешки, весьма похожие на жаберные мешки миног и пескороек. Отличия имеются главным образом в висцеральном скелете. У акул, как и у всех рыб, имеются мощные расчленённые дуги в стенках глотки, внутри от мешков, у миног эти дуги отсутствуют. В то же время у миног имеются нерасчленённые дуги снаружи от мешков. У акул вблизи поверхности тела также располагаются тонкие экстрабранхиальные хрящи. Многие морфологи XIX в. считали эти хрящи гомологами жаберных дуг миног. Таким образом, сравнение с миногами позволяет заключить, что висцеральный аппарат челюстноротых отличается наличием расчленённых внутренних жаберных дуг, из которых две передние преобразованы в челюстную и подъязычную.

Зоолог А. Гётте (1901) заключил, что эпителий жаберных лепестков челюстноротых имеет эктодермальное происхождение, в то время как у бесчелюстных — энтодермальное. На основании этих выводов и собственных эмбриологических исследований А. Н. Северцов разработал теорию происхождения челюстноротых. Наружные дуги миног он признал гомологами внутренних дуг акул и других челюстноротых. Выходит, что жаберные мешки у миног располагаются целиком внутри от жаберных дуг, а у акул — целиком снаружи. На этом основании жаберным мешкам приписывается происхождение внутри от жаберных дуг у бесчелюстных и снаружи — у челюстноротых, у которых, кроме того, произошло расчленение жаберных дуг, что предусматривает участие двух разных групп мышц в контроле их движений (у миног дуги контролируются единственной мышцей; см. с. 94).

Челюстной дуге А. Н. Северцов присваивал третий номер среди висцеральных дуг, а остатками двух первых считал губные хрящи акул и некоторые хрящи предротовой воронки пескоройки. Формирование челюстей он связывал с необходимостью удерживать добычу, а расчленённость жаберных дуг — с необходимой активному хищнику повышенной интенсивностью дыхания.

Некоторые обстоятельства плохо согласуются с мнением А. Н. Северцова о независимом происхождении бесчелюстных и челюстноротых. Например, слишком сходны в обеих группах головной мозг, глаза, орган слуха, да и вестибулярный аппарат. Общий предок названных групп уже должен был обладать всеми этими структурами, следовательно, был достаточно высоко развит. Так его реконструирует и Северцов, добавляя к приведённому списку спиральный клапан в кишечнике, печень и жёлчный пузырь. Остаётся непонятным, каким же органом дыхания из двух альтернативных вариантов он мог обладать — энтодермальными жаберными мешками или эктодермальными жабрами. Неужели предок не имел ни того, ни другого?

Следующий этап в разработке происхождения челюстноротых связан с именами палеонтологов. Л. И. Новицкая (1983, 1998) сближает двуноздрёвых бесчелюстных (в первую очередь, телодонтов) с предками челюстноротых по признаку парного характера органа обоняния. Этому объединению Новицкая противопоставляет одноноздрёвых бесчелюстных, у которых обонятельные капсулы и луковицы сбли-

жены или объединены, а обонятельные тракты укорочены или исчезли. Жаберные мешки возникают из растущих навстречу друг другу карманов энтодермы и эктодермы, поэтому их эпителий, по мнению Новицкой, может быть смешанным.

Ф. Жанвье (1981, 1993) предложил выводить челюстноротых из остеострак на основании некоторых сходных признаков, таких как гетероцеркальный хвост (как у акул), парные грудные плавники, наличие костной ткани. Челюстная и подъязычная дуги, по мнению Жанвье, всегда были взаимосвязаны, не имели жаберной функции и возникли из паруса остеострак, предположительно существовавшего на переднем краю их глотки. Непарную ноздрю и преназальный синус (как у миксин) Жанвье признал общим для позвоночных древним признаком. Версия этого автора слишком противоречива. В частности, смущает сильный сдвиг вперёд висцерального аппарата остеострак, от которого незаметно никаких следов в онтогенезе челюстноротых.

Наиболее убедительна в настоящее время теория происхождения челюстноротых, разработанная Дж. Мэллеттом (1996). Автор вернулся к старому представлению о гомологии жаберных мешков у миног и акул, а также жаберных дуг миноги по отношению к экстрабранхиальным хрящам акул, отбросив популярное мнение об альтернативных эмбриональных источниках жаберного эпителия (энтодермы у круглоротых и эктодермы у челюстноротых). Жаберные дуги миноги и внутренние жаберные дуги акул располагаются противоположным образом по отношению не только к жаберным мешкам (снаружи и внутри), но и ко многим другим ориентирам (брюшной аорте, щитовидной железе, нижней ярёмной вене и т. д.). Однако жаберные дуги миноги и экстрабранхиальные хрящи акул располагаются относительно этих ориентиров одинаково (всегда снаружи). Общий предок бесчелюстных и челюстноротых, по мнению Мэллетта, обладал нерасчленёнными внутренними и внешними жаберными дугами. Остатки внутренних дуг среди современных бесчелюстных уже давно обнаружены в виде эмбриональных закладок трёх передних дуг у эмбрионов миксин, а также хрящевой дужки на внутренней стороне паруса у пескоройки. Внутренние дуги у предков челюстноротых расчленились, по предположению Мэллетта, для интенсификации дыхательных движений, т. е. для активного прокачивания воды через глотку за счёт её мускулатуры. Критическим актом он считал мощный выдох (для эффективного омывания жаберных лепестков), с которым он связывал и первоначальную функцию челюстной дуги, видя её в предотвращении обратного тока воды через рот при выдохе (несмотря на значительный перепад давления). Образовавшиеся в результате челюсти стали использоваться для удержания, а позднее — и захвата добычи.

Губные хрящи акул Мэллетт считает остатком каркаса мускулистых губ, которые ныне максимально представлены у пескоройки и несколько слабее выражены у химер. Они ограничивают «старую ротовую полость» — камеру впереди от челюстной дуги. Ещё пескоройка использует губы для рытья, а хрящевые рыбы — для округления рта при самом исходном способе захвата корма — путем всасывания вместе с водой (фактически, дыхательного движения). Редукция старой ротовой полости у акул (укорочение и уменьшение объёма) обусловлена преобразованиями, наступившими после перехода роли хватающих челюстей к челюстной дуге, которая подверглась при этом гипертрофии и выдвинулась вперёд в качестве нового рта. Получается, что челюстноротые кормятся при помощи дыхательной глотки, поскольку хватательная адаптация челюстей есть результат интенсификации дыхательной функции.

НАДКЛАСС РЫБЫ (PISCES)

Характеристика надкласса

Рыбы, как и круглоротые, — первично-водные позвоночные, но они относятся к другому разделу подтипа, челюстноротым, сформировавшемуся на путях эволюции хищничества. Эти животные обладают набором свойств, необходимых для преследования быстрой, манёвренной и относительно крупной добычи, для схватывания жертв широко раскрывающимся ртом с сильными челюстями. Их висцеральный скелет, исходно чисто жаберный, преобразован впереди в кусающие челюсти, верхнюю и нижнюю. Усовершенствована локомоторная система, что оснастило такого хищника более эффективным аппаратом ундуляционного плавания. Система плавников включает несколько непарных и дополнена двумя категориями парных плавников — грудными и брюшными. Тело покрыто чешуёй, на челюстях имеются настоящие зубы. За единичными исключениями, рыбы имеют один круг кровообращения, в сердце находится венозная кровь, которая нигде не смешивается с артериальной кровью. Висцеральный скелет образован расчленёнными дугами, расположенными в стенках глотки, изнутри по отношению к жабрам.

Организация хрящевых рыб (Chondrichthyes)

Для акул и скатов характерно наличие плакоидных чешуй в покровах, отсутствие в скелете настоящей костной ткани (хотя известны примеры обызвествления хряща, близкие по гистологической картине к ситуации формирования кости, остеогенеза), разделение полужабр на каждой жаберной дуге широкой и длинной кожной перегородкой, присутствие спирального клапана в кишечнике, совокупительных органов на брюшных плавниках у самцов, обеспечивающих внутреннее оплодотворение, и т.д. Они не имеют органов воздушного дыхания, таких как лёгкие или плавательный пузырь.

Внешне акулы и скаты различаются не столько формой тела, сколько расположением наружных жаберных отверстий, которые у акул открываются по бокам головы перед грудными плавниками, а у скатов — на нижней стороне головного отдела. У химер все жаберные щели прикрыты снаружи единой жаберной крышкой с хрящевым каркасом.

Особенности организации хрящевых рыб, как и других животных, удобно рассмотреть на конкретном примере, в роли которого мы используем широко распространённую в умеренных водах Тихого и Атлантического океанов, в частности, в Чёрном море колючую акулу, или катрана (*Squalus acanthias*).

Катран принадлежит среди акул относительно продвинутому семейству Squalidae (колючие акулы). Это быстрый хищник, эффективный охотник на рыб.

Внешнее строение. Катран — некрупная акула, длина тела до 1,5—2 м, самки крупнее самцов. У него сильно вытянутое, круглое в поперечном сечении тело, заострённое впереди и уплощенное снизу рыло (rostrum), существенно выступающее вперёд от ротового отверстия (рис. 59, *1*). Тело постепенно истончается к заднему концу и заканчивается характерным для акул неравнолопастным (ге-

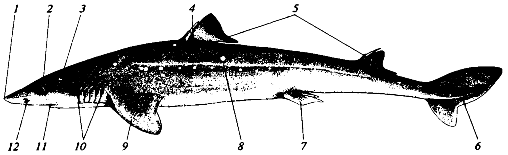


Рис. 59. Колючая акула, или катран (*Squalus acanthias*):

1 — рострум; *2* — глаз; *3* — брызгальце; *4* — дентиновый шип; *5* — спинные плавники; *6* — гетероцеркальный хвостовой плавник; *7* — брюшной плавник; *8* — положение боковой линии; *9* — грудной плавник; *10* — жаберные щели; *11* — ротовая щель; *12* — ноздря

тероцеркальным) хвостовым плавником. Его верхняя лопасть крупнее, и в ней продолжается плавно отогнутый вверх хвостовой стебель с осевым скелетом; если же принимать во внимание лишь кожные лопасти, то из них, как правило, крупнее нижняя. Имеются ещё два непарных плавника — спинные, каждый — со свободным шипом на переднем краю. Но обычного для акул анального плавника здесь нет. Непосредственно позади головы туловище несёт по бокам пару крупных грудных плавников. Небольшие брюшные плавники расположены на заднем конце туловища. Парные плавники могут активно менять наклон и служить рулями глубины.

Между брюшными плавниками расположено отверстие клоаки в виде продольной щели (см. рис. 66, *14*; рис. 69, *8*). У самцов (см. рис. 69, *Б*, *16*) внутренний край каждого брюшного плавника утолщен и вытянут в длину, образуя твёрдый копулятивный придаток с глубоким желобком на внутренней стороне.

По бокам головы размещены крупные глаза, окружённые неподвижными веками — верхним и нижним. Крупное серповидное ротовое отверстие располагается на нижней стороне головы, существенно отступя от конца рыла (рот — поперечный, в отличие от конечного). На нижней стороне рыла впереди рта видна пара раздвоенных ноздрей.

На боковых сторонах головы в задней её части открывается по пять жаберных отверстий в виде довольно коротких вертикальных щелей. Впереди от них, позади и чуть выше глаза лежит ещё одна висцеральная щель, ведущая в глотку, — брызгальце (spiraculum).

Кожные покровы. Для акул характерны многослойный эпидермис (рис. 60) с большим количеством одноклеточных кожных желёз и прочный кориум, в котором коллагеновые волокна расположены слоями. Кориум формирует плакоидные чешуи, довольно мелкие, но сменяемые более крупными по мере роста акулы. Они состоят из костеподобного материала — дентина. Каждая чешуйка представляет собой полый остроконечный конус (колпачок), немного выступающий над поверхностью эпидермиса, с широким дисковидным основанием, укрепленным в глубине кориума. Вершина конуса облицована более прочным, эмалеподобным материалом; это также дентина, поскольку откладывается он клетками кориума, а не «эмалевого органа» эпидермиса. Расположенные на челюстях зубы фактически идентичны плакоидным чешуям.

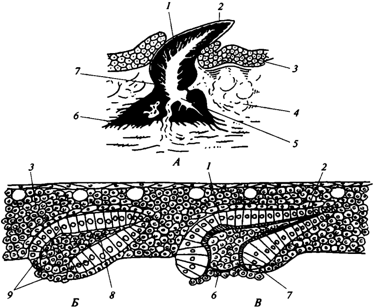


Рис. 60. Плакоидная чешуя:

А — вертикальный разрез чешуи взрослой акулы; *Б*, *В* — сталии развития чешуи в эпидермисе эмбриона (кориум не изображён); *Б* — форма будущей чешуи окончательно сформирована эмалевым органом, откладка дентина не начата; *В* — образование чешуи близко к завершению; *1* — дентиновый конус; *2* — колпачок из твёрдого дентина; *3* — эпидермис; *4* — кориум; *5* — полость, заполненная пульпой; *6* — основание; *7* — шейка; *8* — одонтобласты; *9* — эмалевый орган

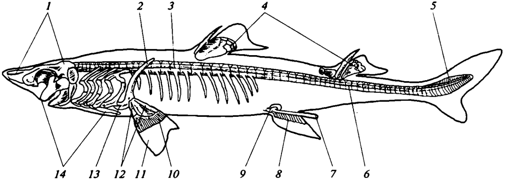


Рис. 61. Скелет колючей акулы, или катрана (*Squalus acanthias*):

1 — мозговой череп; *2* — лопаточный отдел плечевого пояса; *3* — туловищный отдел позвоночника; *4* — спинные плавники; *5* — хвостовой плавник; *6* — хвостовой отдел позвоночника; *7* — базальный хрящ брюшного плавника, продолженный у самца копулятивным придатком; *8* — радиальные хрящи брюшного плавника; *9* — тазовый пояс; *10* — радиальные хрящи грудного плавника; *11* — кожная лопасть грудного плавника; *12* — базальные хрящи грудного плавника; *13* — коракоидный отдел плечевого пояса; *14* — висцеральный череп

У катрана великолепно развиты кожные органы чувств, относящиеся к боковой линии, причём здесь невромасты защищены от прикосновений более надёжно, чем у миноги (см. ниже).

Скелет. Скелет акулы не содержит костной ткани, а состоит только из хряща, который, правда, может пропитываться известью, приобретая повышенную твёрдость. Основные части скелета (рис. 61) это осевой скелет, череп, или скелет головы, и скелет конечностей.

Осевой скелет — это позвоночник, или позвоночный столб (columna vertebralis), образованный большим количеством позвонков (vertebra). Основная часть позвонка — тело (рис. 62, *7*), пронизанное по центру сквозным отверстием, через которое проходит хорда. Она частично пережата кольцевидными телами позвонков, придающими ей чёткообразную форму, поскольку каждое тело имеет спереди и сзади глубокие впадины конической формы, образующие между смежными позвонками объёмистые камеры (рис. 62, *5*). Позвонки с такими телами называются двояковогнутыми, или амфицельными. Сверху от тел отходят верхние дуги, совместно образующие спинномозговой, или позвоночный, канал (рис. 62, *4*) для спинного мозга. Его стенки построены из плотно сомкнутых треугольных элементов двоякого рода — собственно верхних дуг (рис. 62, *3*), покоящихся основаниями на телах позвонков, и вставочных пластинок (рис. 62, *2*), обращенных вершинами вниз и противопоставленных промежуткам тел. Все они пронизаны отверстиями для нервных спинномозговых корешков (рис. 62, *1*). Вниз от тел позвонков отходят нижние дуги, которые в туловищном отделе широко разведены в стороны (рис. 62, *6*) и дают опору коротким рёбрам (costa). В хвостовом же отделе — позади от клоаки — нижние дуги смыкаются между собой внизу, образуя так называемый гемальный канал, футляр для кровеносных сосудов (хвостовой артерии и проходящей под ней хвостовой вены).

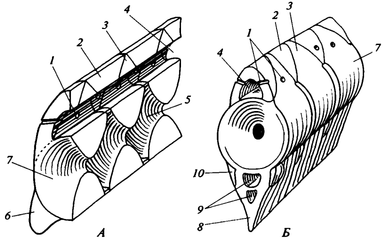


Рис. 62. Строение позвонков акулы:

А — туловищные позвонки, разрезанные в сагиттальной плоскости; *Б* — отрезок хвостового отдела позвоночника, вид вполоборота; *1* — отверстия для корешков спинномозговых нервов; *2* — верхняя вставочная пластинка; *3* — основная верхняя (невральная) дуга; *4* — позвоночный канал; *5* — пространство, занятое остатком хорды; *6* — нижняя дуга (боковой отросток) туловищного позвонка; *7* — тело позвонка; *8* — нижняя (гемальная) дуга хвостового позвонка; *9* — каналы для хвостовой вены и хвостовой артерии; *10* — нижняя вставочная пластинка

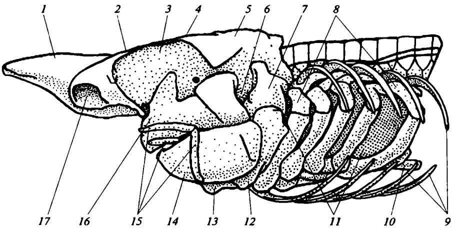


Рис. 63. Скелет головы колючей акулы, или катрана (*Squalus acanthias*). Вид сбоку:
1 — рострум; *2* — мозговой череп; *3* — глазница; *4* — мозговая капсула; *5* — слуховая капсула; *6* — положение брызгальца; *7* — гиомандибуляре; *8* — лежащие в стенке глотки жаберные дуги; *9* — лежащие под кожей экстрабранхиальные хрящи; *10* — задний конец копулы жаберных дуг; *11* — положение I—V жаберных щелей; *12* — гиоид; *13* — базигиале; *14* — меккелев хрящ; *15* — губные хрящи; *16* — нёбноквадратный хрящ; *17* — обонятельная капсула

Таким образом, у акулы, как и у других рыб, позвоночник подразделён на два отдела — туловищный и хвостовой.

Череп акулы (рис. 63) вполне типично подразделен на осевой, или мозговой, череп и висцеральный скелет.

Осевой череп (neurocranium) состоит из мозговой коробки (капсулы; рис. 63, *4*), капсул органов чувств и рострума (рис. 63, *1*). Мозговая капсула прочна, её стенки и крыша образованы толстым хрящом, только впереди, со стороны рострума в виде носовой части лодки в неё ведёт крупное отверстие, передняя фонтанель.

Глазницы лежат по бокам от мозга, перед нами череп с широким основанием — платибазальный. Хорошо представлен затылочный отдел черепа, IX и X нервы выходят через отверстия в его стенке (а не позади него, как у миноги). Назад открывается затылочное отверстие (foramen occipitale) для переднего конца спинного мозга. Слуховые капсулы — крупные хрящевые монолиты (рис. 63, *5*), вросшие в боковые стенки черепа позади глазниц (рис. 63, *3*). Последние довольно глубоки и эффективно защищают глазные яблоки сверху, спереди и сзади. Обонятельные капсулы (рис. 63, *17*) выглядят как обращённые вперёд и вниз чаши.

Висцеральный скелет (splanchnocranium) представляет собой каркас глотки как переднего отдела кишечной трубки, пронизанного жаберными щелями. Элементы этого скелета лежат между щелями (рис. 63, *11*) в основании жаберных перегородок и имеют вид членистых обручей. Наиболее полно построены жаберные дуги (arcus branchialis; *8*), связанные с дыхательной функцией, особенно вторая из пяти (у немногих видов всего шесть и даже семь дуг). Каждая состоит из четырех парных члеников и одного нижнего непарного, так называемой копулы (рис. 63, *10*). Верхние членики свободно прилегают к позвоночнику и подвижны относительно него. Жаберные дуги согнуты зигзагом, при изменении углов между

члениками высота поперечного сечения глотки меняется в широких пределах. На двух средних члениках каждой стороны сидят в виде гребня тонкие и длинные хрящевые стерженьки — жаберные лучи, поддерживающие широкую жаберную перегородку.

Челюстная дуга (arcus mandibularis) глубоко специализирована в качестве хватательного аппарата. Она образована только двумя парами крупных хрящей, которые несут зубы и вероятно соответствуют двум средним членикам жаберной дуги, образующим открытый вперёд угол. Верхняя челюсть представлена так называемым нёбноквадратным хрящом (palatoquadratum; рис. 63, *16*), нижняя — меккелевым хрящом (cartilago Meckeli; рис. 63, *14*). Важно, что на средней линии головы каждый из них прочно соединён с одноименным хрящом другой стороны (т.е. контралатеральным элементом, своим антимером), в результате чего челюстная дуга самостоятельно поддерживает свою внутреннюю прочность и не способна к поперечным деформациям.

Между жаберными дугами и челюстной дугой расположена ещё одна, подъязычная, или гиоидная, дуга (arcus hyoideus), занимающая промежуточное положение и по своему функциональному значению. Она подвешивает челюстную дугу к осевому черепу, подвижно и в то же время достаточно прочно. Одновременно эта дуга сохраняет полноценное участие в работе жаберного аппарата. Подъязычная дуга включает два парных членика и один непарный. Верхний из парных, соединённый со слуховой капсулой черепа, — гиомандибуляре (hyomandibulare; рис. 63, *7*), или подвесок, от которого назад, в гиоидную перегородку идут ветвистые жаберные лучи, а вперёд — прочные связки к хрящам челюстной дуги. Так реализуется гиостилия, подвеска челюстной дуги к черепу исключительно за счёт подъязычной дуги. Средний парный членик подъязычной дуги — это гиоид (hyoideum; рис. 63, *12*), а непарный — копула, базигиале (basihyale; рис. 63, *13*).

Расположенные вблизи углов рта кожные складки содержат ещё небольшие хрящевые стерженьки, называемые губными хрящами (рис. 63, *15*). Нижний губной хрящ прикреплён соединительной тканью к меккелеву хрящу, верхние хрящи закреплены только в коже. Традиционное мнение принимало эти хрящи за остатки самых передних висцеральных дуг, а челюстной дуге присваивало III номер; тогда подъязычная дуга получала IV номер, а жаберные дуги — с V по IX. Дж. Мэллет (1996), как упомянуто ранее (с. 108), считает губные хрящи остатком скелета предротовой воронки. В этом случае челюстная дуга — самая передняя.

Неглубоко под кожей по наружному контуру каждой жаберной перегородки выше и ниже жаберного отверстия лежит пара тонких внешних жаберных дуг — экстрабранхиальных хрящей (рис. 63, *9*).

Скелет парных и *непарных плавников* (см. рис. 61) существенно различается. Плавниковая пластинка у акул делится на кожную лопасть (см. рис. 61, *11*), укреплённую эластиновыми нитями (elastotrichia), и мясистую лопасть, имеющую внутренний хрящевой скелет. В плавниковой пластинке спинных плавников (см. рис. 61, *4*) мясистая лопасть частично погружена в глубь осевой мускулатуры. В хвостовом плавнике скелет мясистой лопасти образован главным образом продолжением позвоночника (см. рис. 61, *5*).

Парные плавники имеют, помимо скелета свободной конечности, также дополнительную опору — пояса, погружённые в мускулатуру туловища.

Плечевой пояс даёт опору грудным плавникам. Он состоит из двух прочно соединённых по центру половинок, совместно охватывающих туловище позади

тазовы снизу и с боков хрящевой дужкой (прикреплённой к V жаберной дуге). На середине высоты каждая половинка имеет бугорок для причленения хрящевого скелета свободной конечности. Ниже него располагается коракоидная часть пояса (см. рис. 61, *13*), а выше — лопаточная часть (см. рис. 61, *2*).

Брюшные плавники прикреплены к тазовому поясу (см. рис. 61, *9*) — узкой поперечной пластинке, заключённой в брюшную стенку впереди от клоаки.

В пластинке парного плавника кожная и мясистая лопасти примерно равны по площади. Каркас кожной лопасти образован эластиновыми нитями. В грудном плавнике хрящевой скелет основания мясистой лопасти образован тремя крупными базальными элементами (basalia, см. рис. 61, *12*), а ближе к краю — несколькими рядами тонких палочковидных лучевых хрящей (radialia, см. рис. 61, *10*). В брюшном плавнике мясистая лопасть имеет только один ряд полноценных радиалий (см. рис. 61, *8*) и один продольный палочковидный базальный хрящ (см. рис. 61, *7*), который у самцов удлинён, усложнён и составляет основу копулятивного придатка.

Мышечная система. В париетальной (боковой) мускулатуре, которой принадлежит доминирующая масса соматических мышц, возникших из миотомов сомитов, миосепты расположены чрезвычайно косо. На продольном разрезе они образуют зигзагообразный рисунок, а на поперечном разрезе — концентрические кольца, поскольку миомеры формируют гирлянды вложенных друг в друга конусов. Мясистые лопасти плавников содержат пласты тонких мышц, с обеих сторон прилегающих к скелету. Продольная брюшная мышца продолжается до самого подбородка в ранге подъязычной мускулатуры. Кроме того, хорошо развиты 6 пар внешних глазных мышц (см. рис. 65), развивающиеся из материала миотомов трёх передних сомитов. От переднего края глазницы к экватору глазного яблока тянутся две косые мышцы — верхняя (m. obliquus superior; см. рис. 65, *3*) и нижняя (m. obliquus inferior; см. рис. 65, *35*), а от заднего края расходятся четыре прямые мышцы (см. рис. 65, *33*) — верхняя (m. rectus superior), нижняя (m. rectus inferior), передняя (m. rectus anterior) и задняя (m. rectus posterior).

Висцеральная мускулатура, поперечнополосатые мышцы глотки, подразделены на несколько слоёв и множество пучков, сохраняя принадлежность отдельным глоточным сегментам — бранхиомерам. Наибольшей массы и силы достигает приводящая мышца (аддуктор) нижней челюсти, ответственная за схватывание и обработку добычи.

Органы чувств. У высших акул, к которым принадлежит катран, совершенных и достаточно универсальных охотников, органы чувств играют весьма ответственную роль.

Органы боковой линии обеспечивают дистантное восприятие подвижных и даже неподвижных объектов в окружающей воде. У большинства акул их чувствующие почки — невромасты (см. рис. 32, *Б*) — заключены в подкожные каналы, контактирующие с внешней средой через поры, как это описано выше. Пара главных каналов проходит по боковым сторонам туловища (см. рис. 59, *5*), несколько разветвлений расходятся по поверхности головы. Кроме того, на голове, особенно на поверхности рыла, разбросано огромное количество электрорецепторов, так называемых ампул Лоренцини. Это небольшие полости в коже, открывающиеся отверстиями меньше 1 мм в диаметре и содержащие в стенках чувствительные клетки. С их помощью акулы находят зарывшихся в песок рыб

по слабым электрическим потенциалам, сопровождающим всякую активность мышц (жаберных, глазных, сердца).

Органы обоняния представлены у акулы неглубокими обонятельными мешками на нижней стороне рыла (см. рис. 59, *12*). Обонятельный эпителий уложен внутри обонятельного мешка в виде сложной розетки из складок, увеличивающей площадь поверхности и облегчающей его равномерное омывание водой. Отверстие ноздри пережато посередине, разделено пополам двумя смыкающимися выступами кожи на её противоположных краях, чем облегчён сквозной ток воды. У многих придонных видов передний кожный выступ сильно увеличен и превращён в носогубную складку, сдвинувшую заднее отверстие на край ротовой щели. Это позволяет рыбе вызывать принудительный ток воды за счёт дыхательных движений. Пахучие вещества считаются основным сенсорным ориентиром акуловых рыб.

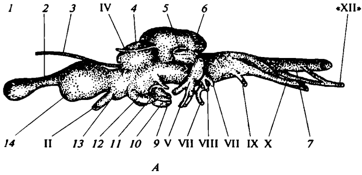
Орган зрения развит у акуловых хорошо, хотя сетчатка состоит в основном из палочек и рассчитана на сумеречное зрение. Под сетчаткой располагается зеркальце, отражающий слой гуанина (это источник блеска рыбьей чешуи), возвращающий к рецепторам до 90 % падающего света, — больше, чем у кого бы то ни было из позвоночных животных. Наводка на фокус (аккомодация) достигается за счет мышцы-протрактора, которая подтягивает хрусталик к роговице, настраивая зрение на близкие предметы.

Орган слуха образован перепончатым лабиринтом, который плотно охвачен скелетным лабиринтом, повторяющим его очертания. В связи со значительным радиусом кривизны трёх полукружных каналов он достигает внушительных размеров — от глазницы до крайней задней оконечности черепа. Известно, что акулы очень чувствительны к низкочастотным колебаниям (до 1 000 Гц). Своеобразная черта акуловых рыб — соединение эндолимфатического пространства (внутри перепончатого лабиринта) и перилимфатического пространства (внутри скелетного лабиринта) с внешней средой двумя парами особых протоков, открывающихся на темени.

Располагают акуловые рыбы и *органом вкуса*. Экспериментально показано, что они способны воспринимать основные вкусовые ощущения, различая горькое, кислое и солёное.

Нервная система. Как и органы чувств, головной мозг акул хорошо развит и дифференцирован на отделы, чем, несомненно, определяется его важный вклад в современное процветание этих рыб. Крупный конечный (или передний) мозг (рис. 64, *14*) содержит нервное вещество не только в дне и боках, но отчасти и в крыше. Предположительно его функции выходят за пределы требований одного лишь обонятельного анализатора, который по праву считается исходным «хозяином» конечного мозга. Значительная часть его объёма занята обонятельными долями, а вперёд от них, к обонятельным мешкам вынесены обонятельные луковицы, соединённые с долями при помощи длинных обонятельных стебельков. В полушария конечного мозга приходит и другая сенсорная информация через таламус. Получается так, что некоторыми чертами организация головного мозга акуловых напоминает таковую высших позвоночных, хотя у них не наблюдается образования корковых структур в крыше головного мозга.

С крышей промежуточного мозга длинным стебельком связан эпифиз (рис. 64, *3*; рис. 65, *2*), который занимает небольшое отверстие в передней части хрящевой крыши черепа. На дне промежуточного мозга располагается перекрёст зрительных нервов, а позади него — воронка с гипофизом на вершине и с несколькими



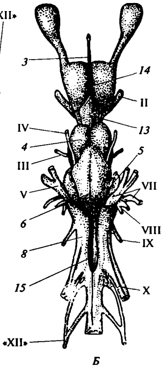


Рис. 64. Головной мозг колючей акулы, или катрана (*Squalus acanthias*). Вид сбоку (*А*) и сверху (*Б*):

1 — обонятельная луковица; *2* — обонятельный стебелек; *3* — эпифиз; *4* — зрительная доля среднего мозга; *5* — ушко мозжечка; *6* — тело мозжечка; *7* — спинной мозг; *8* — продолговатый мозг; *9* — сосудистый мешок; *10* — нижняя доля; *11* — воронка; *12* — гипофиз; *13* — промежуточный мозг; *14* — конечный (или передний) мозг; *15* — ромбовидная ямка; II—V, VII—X и «XII» — головные нервы

полыми вздутиями при его основании. Это парные нижние доли (lobus inferior; рис. 64, *10*) по бокам, а позади гипофиза — так называемый сосудистый мешок (saccus vasculosus; рис. 64, *9*). Крыша среднего мозга состоит из нервного вещества и играет в мозге важную роль высшего центра. Она разделена продольным желобком на два яйцевидных вздутия — зрительные доли (lobus opticus; *4*). Очень хорошо развит мозжечок (рис. 64, *5*, *6*), который обрабатывает сигналы от органов кожного осязания, боковой линии (в том числе электрорецепторов) и внутреннего уха, тем самым выполняя важную роль в координации движений.

Головных нервов у акул 10 пар (рис. 65). Им присвоены стандартные символы в виде римских цифр. I пара — это обонятельный нерв (nervus olfactorius), который многими короткими параллельными ветвями (в виде щёточки) проходит от обонятельного эпителия носовой полости к обонятельной луковице конечного мозга. II пара — зрительный нерв (n. opticus), проходящий от сетчатки глаза к нижней стороне промежуточного мозга, где он перекрещивается с нервом противоположной стороны. Оба упомянутых нерва — чисто чувствующие, причем особые, не имеющие аналогов, поскольку I нерв образован отростками первично-чувствующих клеток (фактически нейронов, расположенных в обонятельном эпителии), а II нерв, по сути дела, представляет собой внутримозговой тракт (сетчатка развивается как часть мозга). III пара — глазодвигательный нерв (n. oculomotorius), идёт от нижней стороны среднего мозга к четырём из шести внешних глазных мышц. IV пара — это блоковый нерв (n. trochlearis), чисто двигательный, подобно предыдущему; он тянется от среднего мозга (но только от его крыши, выходя под прикрытием мозжечка) к одной лишь верхней косой мышце глаза. V пара, тройничный нерв (n. trigeminus) — смешанный нерв, идущий от

боковой стороны продолговатого мозга к коже головы (он обслуживает тактильное чувство) и к мышцам челюстной дуги. VI пара — отводящий нерв (n. abducens; рис. 65, *29*), который отходит от продолговатого мозга снизу и иннервирует заднюю прямую мышцу глаза. VII пара — лицевой нерв (n. facialis), смешанный, иннервирующий, во-первых, мышцы и слизистую подъязычной дуги, а также слизистую челюстной дуги, во-вторых, — органы боковой линии на голове, т. е. каналы и ампулы Лоренцини. VIII пара — это слуховой нерв (n. acusticus), иннервирующий невромасты внутреннего уха. IX пара, языкоглоточный нерв (n. glossopharyngeus) — смешанный нерв, полностью иннервирующий I жаберную дугу. X пара — блуждающий нерв (n. vagus), объединяющий в себе четыре жаберных нерва (например, см. рис. 65, *12*), эквивалентных девятому, но иннервирующие II — V жаберные дуги, затем боковой нерв (рис. 65, *15*), обслуживающий боковую линию туловища, и, наконец, главный парасимпатический нерв организма (который, собственно, и «блуждает», иннервируя различные внутренние органы, — рис. 65, *16*). Нерву XI пары, добавочному (n. accessorius), у акулы соответствует тонкая ветвь X нерва. XII нерв — подъязычный (n. hypoglossus), у акулы существует, но не считается го-

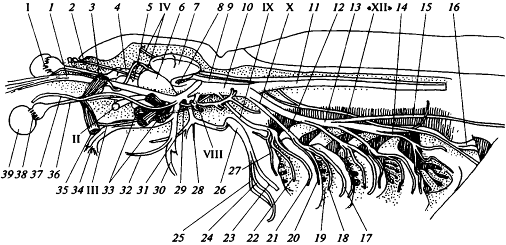
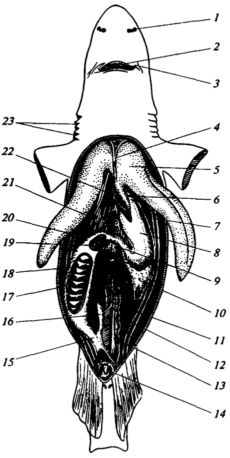


Рис. 65. Головные нервы акулы на фоне головного мозга и жаберных дуг; глаз удален, показаны основания глазных мышц. Вид вполоборота слева и сверху:

1 — поверхностная глазничная ветвь V и VII нервов; *2* — эпифиз; *3* — верхняя косая мышца глаза; *4* — конечный (передний) мозг; *5* — промежуточный мозг; *6* — зрительная доля среднего мозга; *7* — тело мозжечка; *8* — ушко мозжечка; *9* — ромбовидная ямка; *10* — продолговатый мозг; *11* — спинной мозг; *12* — 1-я жаберная ветвь X нерва; *13* — жаберно-кишечный ствол X нерва; *14* — 4-я жаберная ветвь X нерва; *15* — боковая ветвь X нерва; *16* — внутренностная ветвь X нерва; *17* — защелевая ветвь X нерва; *18* — глоточная ветвь X нерва; *19* — 2-я жаберная дуга с жаберными тычинками; *20* — предщелевая ветвь X нерва; *21* — защелевая ветвь IX нерва; *22* — предщелевая ветвь IX нерва; *23* — гиоидная ветвь VII нерва; *24* — наружная нижнечелюстная ветвь VII нерва; *25* — внутренняя нижнечелюстная ветвь VII нерва; *26* — гиомандибулярная ветвь VII нерва; *27* — глоточная ветвь IX нерва; *28* — преспиракулярная ветвь VII нерва; *29* — отводящий нерв, VI; *30* — нижнечелюстная ветвь V нерва; *31* — нёбная ветвь VII нерва; *32* — верхнечелюстная ветвь V нерва; *33* — прямые мышцы глаза — передняя, задняя, верхняя и нижняя; *34* — щёчная ветвь VII нерва; *35* — нижняя косая мышца глаза; *36* — обонятельный стебелек; *37* — глубокая глазничная ветвь V нерва; *38* — обонятельная луковица; *39* — обонятельный мешок; I, II, III, IV, VIII, IX, "XII" — головные нервы

Рис. 66. Органы брюшной полости колючей акулы, или катрана (*Squalus acanthias*, неполовозрелая самка). Вид с брюха:

1 — ноздря; *2* — ротовая щель; *3* — губная складка; *4* — воронки яйцеводов; *5* — печень; *6* — пищевод; *7* — боковая вена; *8* — кардиальный отдел желудка; *9* — пилорический отдел желудка; *10* — селезёнка; *11* — спинная аорта; *12* — почка; *13* — маточный отдел яйцевода; *14* — клоака; *15* — прямая кишка; *16* — железа прямой кишки; *17* — спиральный клапан; *18* — толстая (спиральная) кишка; *19* — поджелудочная железа; *20* — двенадцатиперстная кишка; *21* — жёлчный проток; *22* — жёлчный пузырь; *23* — жаберные щели



ловным, поскольку выходит уже в области позвоночника, за пределами черепа; это чисто двигательный нерв, иннервирующий подъязычную мускулатуру.

Как и у всех челюстноротых, отходящие от спинного мозга спинные и брюшные корешки каждой стороны перед формированием нервов попарно соединяются между собой. Спинномозговые нервы нескольких последовательных сегментов, направляющиеся к парным плавникам, утолщены и соединены анастомозами, формируя нервные сплетения — плечевое и пояснично-крестцовое.

Органы пищеварения. Ротовое отверстие ведёт в ротоглоточную полость, за которой следует короткий пищевод с мускулистыми стенками. Желудок (gaster) имеет V-образную форму (рис. 66); его более длинное и просторное нисходящее колено называется кардиальной частью (cardium, рис. 66, *8*), а сравнительно более скромное восходящее — пилорической (pylorus, рис. 66, *9*). К изгибу желудка сзади прилегает наподобие обтекателя тёмная селезёнка (рис. 66, *10*).

Желудок, появляющийся впервые у хрящевых рыб в качестве самостоятельного отдела пищеварительной системы, вероятно, сформировался из специализированной части пищевода, которая сначала служила для приёма крупных пищевых объектов, добываемых челюстями. Часть слизистых желёз желудка стала выделять соляную кислоту в качестве консерванта, а позже появился и пепсин — фермент, способный работать в кислой среде и расщеплять белки до пептонов. Окончание пилорической части желудка охвачено мускульным кольцом — пилорическим сфинктером, — отделяющим при сокращении желудок с его кислым содержимым от собственно кишечника, где пищеварение идёт в среде, близкой к нейтральной.

За желудком следует тонкая кишка, которая у хрящевых рыб необыкновенно коротка. Она представляет собой двенадцатиперстную кишку (duodenum; *20*), поскольку с брюшной стороны и слева к ней прилегают доли поджелудочной железы (pancreas, рис. 66, *19*) и в неё же впадает жёлчный проток (ductus choledochus;

21). Двенадцатиперстная кишка переходит в толстую (colon; *18*), или спиральную, кишку, названную так благодаря заполняющему её спиральному клапану (*17*), высокой складке, которая свешивается в просвет кишки от стенок, образуя плотную спираль. Эффективно увеличивая всасывательную поверхность кишечника, спиральный клапан уподобляет толстую кишку длинной тонкой кишке, закрученной спиралью, но не способен активно продвигать содержимое путём перистальтики. Спиральная кишка соединена с клоакой (cloaca; *14*) коротким отделом кишки малого сечения, так называемой прямой кишкой (rectum; *15*), в середину которой впадает так называемая ректальная железа (glandula rectalis; *16*), плотный пальцевидный придаток. Выводя гипертонический раствор электролитов, эта железа функционирует как орган осморегуляции.

Объемистая и очень мягкая печень (hepar, рис. 66, *5*) акуловых рыб образует две длинные боковые лопасти и короткую среднюю, в которой расположен жёлчный пузырь (vesica fellea; *22*). Печень принимает кровь от кишечника и накапливает резервы гликогена, а также ненасыщенного углеводорода сквалена и жира, который не только создаёт энергетический запас, но и увеличивает плавучесть акул.

Органы дыхания. Эту роль исполняют у акулы жабры (branchia; рис. 67, *1*), образованные жаберными лепестками. Они располагаются на передних и задних

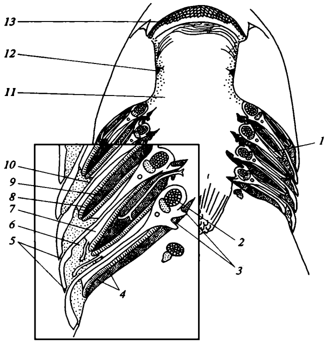


Рис. 67. Дыхательная система акулы. Фронтальный (горизонтальный) разрез глотки и жаберного аппарата. Вид снизу:

1 — вторая левая жабра; *2* — разрез жаберной дуги; *3* — жаберные тычинки; *4* — лепестки второго порядка; *5* — наружные жаберные щели; *6* — парабранхиальная полость; *7* — краевой канал полужабры; *8* — жаберный лепесток первого порядка; *9* — жаберный мешок; *10* — жаберная перегородка; *11* — полость глотки; *12* — вход из глотки в брызгальце; *13* — верхняя челюсть с зубами. На выноске показаны более крупно жабры правой стороны. Белыми стрелками показаны потоки воды, омывающие лепестки второго порядка

сторонах обширных жаберных перегородок (*10*), каждая из которых образована жаберной дугой и сидящей на ней гребёнкой жаберных лучей, одетой с обеих сторон кожей. Длинный ряд жаберных лепестков на одной стороне перегородки представляет собой полужабру. Жабру составляют две полужабры при одной перегородке. Жаберные лепестки имеют сложную структуру. Довольно крупные складки нежного эпителия на поверхности жаберной перегородки, проходящие веером от внутреннего отверстия жаберной щели (в стенке глотки) по направлению к периферии, называются лепестками первого порядка (*8*). Между их основаниями проходят краевые каналы полужабры (*7*), а свободные края густо усажены тонкими поперечными рёбрышками — лепестками второго порядка (*4*). У акулы существуют 4 полные жабры на I—IV жаберных дугах и ещё гиоидная полужабра на задней стороне перегородки подъязычной дуги. На передней стенке канала брызгальца заметны также остатки полужабры, принадлежащей челюстной дуге (так называемая псевдобранхия, ложная жабра), что подтверждает статус брызгальца в качестве висцеральной щели.

По типу механизма омывания жабр, дыхание акулы называется гулярным: за счёт вертикальных движений дна ротоглоточной полости акула выжимает из неё воду сквозь жаберные щели наружу. Понятно, что для функционирования ротоглоточной полости в роли насоса она должна быть герметически замкнутой впереди, рот и брызгальце должны быть закрыты. Поэтому акула не может плавать с торчащим изо рта хвостом крупной рыбы, для неё необходима способность откусывать фрагменты нужного размера. Такая способность обеспечена у большинства акул пилообразным набором зубов на каждой челюсти (рис. 67, *13*), который очень эффективно режет при частых боковых рывках головы.

У большинства акул, включая катрана, обращённые вбок наружные жаберные щели весьма коротки; выше и ниже каждая жаберная перегородка срастается своим краем с впередилежащей. Промежутки между перегородками достаточно замкнуты и представляют собой жаберные мешки. Близкий к выходу участок каждого мешка отделён смыкающимися вершинами жаберных лепестков первого порядка — это так называемая парабранхиальная полость (рис. 67, *6*). Вода попадает в неё, только пройдя между жаберными лепестками второго порядка и далее по краевому каналу полужабры (рис. 67, *7*). Вершины лепестков первого порядка укреплены заключёнными в них пещеристыми телами, набухающими от притока крови, поэтому образованная ими перегородка выдерживает значительный перепад давления. Таким образом, в жаберном аппарате акуловых рыб организовано процеживание воды с весьма совершенным омыванием огромной поверхности жаберных лепестков.

Помимо гулярного дыхания с нагнетательным омыванием жабр, катран (и, видимо, большинство акул) используют и всасывание воды из глотки сквозь жабры в парабранхиальные полости при активном увеличения их объёма. Последнее достигается путём некоторого оттопыривания подъязычной перегородки (прикреплённой к гиомандибуляре), влекущего за собой небольшой поворот вперёд всех жабр. Спадению парабранхиальных полостей препятствуют при этом экстрабранхиальные хрящи, а наружные жаберные щели (рис. 67, *5*) зажимаются под влиянием перепада давления свободными краями жаберных перегородок. Этот эффект полезен в перерывах между рабочими циклами нагнетательного глоточного насоса.

Кровеносная система. Как и для миноги, для акулы характерно несмешанное кровообращение с одним кругом; через сердце протекает венозная кровь.

Здесь оно так же располагается фактически в голове, под задним концом глотки и образовано четырьмя отделами (рис. 68). Как и у миноги, сердце изогнуто, но в вертикальной (сагиттальной) плоскости. Из поперечно ориентированной трубки, которой представлена венозная пазуха (sinus venosus; *18*), кровь поступает в лежащее впереди предсердие (atrium; *6*), а из него — в размещённый вентральнее желудочек (ventriculus; *20*). За желудочком следует артериальный конус (conus arteriosus; *21*), трубка с характерной поперечно-полосатой мускулатурой в стенках и с карманообразными клапанами на внутренней поверхности, которые не допускают возврата крови из аорты в желудочек после окончания систолы. Артериальный конус переходит в брюшную аорту (aorta ventralis; *23*), которая даёт 5 пар приносящих жаберных артерий (a. branchialis advehens; *22*) — к гиоидной полужабре и к четырём полным жабрам. Параллельно этим артериям вдоль каждой жаберной дуги проходит пара выносящих жаберных артерий

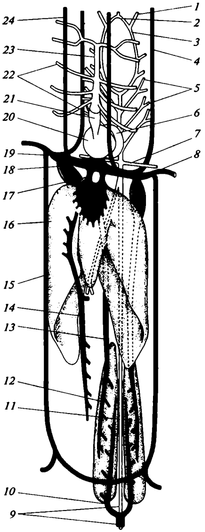


Рис. 68. Схема кровеносной системы акулы. Вид вполоборота с брюха, сбоку и немного спереди. Вены зачернены:

1 — наружная сонная артерия; *2* — внутренняя сонная артерия; *3* — общая сонная артерия; *4* — передняя кардинальная вена; *5* — выносящие жаберные артерии; *6* — предсердие; *7* — подключичная артерия; *8* — подключичная вена; *9* — хвостовые артерия и вена; *10* — воротная вена почки; *11* — спинная аорта; *12* — почка; *13* — задняя кардинальная вена; *14* — воротная вена печени; *15* — боковая вена; *16* — печень; *17* — печёночная вена; *18* — венозная пазуха; *19* — кювьеров проток; *20* — желудочек сердца; *21* — артериальный конус; *22* — приносящие жаберные артерии; *23* — брюшная аорта; *24* — нижняя ярёмная вена

(a. branchialis revehens; *5*), которые наверху попарно объединяются против жаберных щелей. Задние впадают в спинную аорту (aorta dorsalis), а передние — в парные сосуды, которые продолжаются в голову общими сонными артериями (a. carotis communis; *3*). Спинная аорта (*11*) тянется назад под позвоночником, давая несколько крупных ветвей к внутренним органам и в конце переходя в хвостовую артерию (a. caudalis; *9*).

Основу венозной системы, как и у ланцетника, у акулы составляют две пары кардинальных вен — передние (v. cardinalis anterior, иначе верхние ярёмные вены v. jugularis superior; рис. 68, *4*) и задние (v. card. posterior; *13*). На каждой стороне они сливаются в области плечевого пояса в кювьеровы протоки (ductus Cuvieri, иначе общие кардинальные вены v. cardinalis communis; *19*), которые огибают с боков толстый пищевод, направляясь к лежащей под ним венозной пазухе сердца. Задние кардинальные вены возникают за счет деления хвостовой вены (v. caudalis); проходя через почки, они распадаются в них на капилляры, т. е. образуют характерную для большинства позвоночных воротную систему почек. Следовательно, начальные отрезки задних кардинальных вен это воротные вены почек (v. portae renalis; *10*). Спереди в кювьеровы протоки впадает также пара нижних ярёмных вен (v. jugularis inferior; *24*) а с боков — приходящие от грудных плавников подключичные вены (v. subclavia; *8*), с которыми перед этим сливаются боковые вены (v. lateralis; *15*), несущие по внутренней стороне стенки тела кровь от брюшных плавников. От кишечника кровь типичным для ланцетника и позвоночных образом направляется в воротную систему печени по соответствующей вене (v. portae hepatis; *14*), а оттуда по парным печёночным венам (v. hepatica; *17*) — непосредственно в венозную пазуху сердца.

Кровяное давление в брюшной аорте составляет 300—400 мм H_2O, но, после преодоления капиллярной системы жабр, в выносящих жаберных артериях оно падает до 100—200 мм H_2O. Кровь движется медленно, её полный оборот занимает до 2 мин. В крупных венозных сосудах давление крови может падать до отрицательных значений, тогда её дальнейшему продвижению помогают только сокращения туловищной мускулатуры и венозные клапаны, препятствующие движению крови вспять.

Дорсальная стенка перикарода плотно примыкает к вентральным хрящам глотки, а толстая и прочная вентральная стенка туго натянута между ними и срединной частью плечевого пояса. Этим обеспечено постоянство объёма перикарда, благодаря чему сжатие желудочка, изгоняющего кровь при систоле, создает в перикарде отрицательное давление от –20 до –50 мм водяного столба, и это помогает поступлению крови из вен в венозную пазуху.

Мочеполовая система. Для хрящевых рыб характерна тесная взаимосвязь выделительной и репродуктивной систем. Стратегия размножения этих рыб своеобразна: они формируют сравнительно немногочисленные яйца, но крупные, переполненные желтком, хорошо защищенные плотной рогоподобной скорлупой, а у многих живородящих (включая катрана) — даже телом матери. При этом необходимо внутреннее оплодотворение, с чем связано существование у самцов копулятивных органов. Все это обеспечивает высокую выживаемость потомства.

Продолжительное существование эмбриона под защитой тела матери или плотной скорлупы создаёт проблему удаления конечных продуктов белкового распада, поскольку вымывание аммиака через жабры, которое имеет место у свободно плавающих рыб, в этом случае невозможно. У акуловых рыб аммиак преобразуется

в растворимый и нетоксичный продукт — мочевину. Толерантность эмбрионов к высокой концентрации мочевины передаётся и взрослым животным, которые за её счёт поддерживают высокое осмотическое давление крови и тканевой жидкости. Тем самым они приобретают изотоничность по отношению к морской воде, решая таким образом проблему осморегуляции.

Накопление мочевины достигается её реабсорбцией (на 90 %) в почечных канальцах и непроницаемостью жаберной ткани для её молекул. При этом концентрация неорганических ионов в крови не превышает половины таковой в окружающей среде. Для поддержания этого баланса, как упомянуто выше, используется ректальная железа.

Внутреннее оплодотворение у акуловых достигается за счёт совокупительного органа самцов, образованного особыми придатками брюшных плавников — птеригоподиями, — способными к эректильному напряжению под влиянием адреналина. Сложенные вместе птеригоподии образуют трубчатую структуру, которая вводится в половые пути самки. Семя переносится морской водой, выталкиваемой из особых парных сифонов, расположенных по бокам совокупительного органа самца. Как правило, мелкие и прибрежные виды акул и скатов яйцеродящи: они откладывают крупные яйца в кератиновых оболочках.

У крупных нектонных видов наблюдается яйцеживорождение, т. е. инкубирование оплодотворённых яиц в яйцеводах, при котором мать должна снабжать потомство кислородом. Источником питания для эмбрионов и в этих случаях может оставаться только желточный мешок (лецитотрофия) или же развиваются некоторые дополнгительные источники питания эмбриона со стороны матери (матротрофия) как свидетельства живорождения. Матери их использование позволяет растянуть во времени и тем самым смягчить затраты, связанные с её энергетическим вкладом в потомство. Это могут быть выделения стенок матки (у части колючих и кархаринообразных акул), в том числе жировые (у хвостоколовых скатов), поедаемые эмбрионом неоплодотворённые икринки (оофагия; у всех ламнообразных и некоторых кархаринообразных акул). У обыкновенной песчаной акулы *Carcharias taurus* самый крупный эмбрион перед поглощением таких яиц поедает всех эмбрионов более мелких размеров. Наконец, у некоторых кархаринообразных формируется подобие плаценты млекопитающих, при котором детеныш получает питательные вещества из организма матери через кровеносные сосуды желточного мешка.

Почка (ren) акулы (рис. 69) считается мезонефрической, но она обнаруживает некоторые черты тазовой почки. Во-первых, она лишена мерцательных воронок — нефростомов. Во-вторых, выделительную (заднюю) часть почки (*5*) обслуживает вторичный мочеточник (ureter; *6*), тогда как вольфов канал (архинефрический проток) преобразован у самцов в семяпровод (ductus spermaticus s. vas deferens; *20*); передний отдел почки рудиментарен; часть его сохранилась в качестве придатка семенника (epididymis; *14*) — посредника между семяпроводом и семенником (testis; *19*). Парные гонады подвешены на брыжейках над печенью, по бокам от пищевода. Вторичный мочеточник развивается как вырост вольфова канала и поэтому всегда объединён с ним на конце в мочеполовой синус (sinus urogenitalis), формирующий одноимённый сосочек (*15*). Небольшое расширение в конце семяпровода называется семенным пузырьком (vesicula seminalis; *18*). Сбоку к нему прилегает короткая и тонкостенная заострённая впереди трубка — так называемый

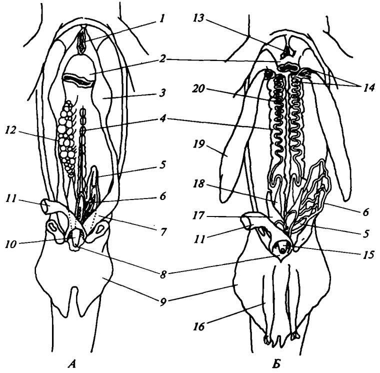


Рис. 69. Органы мочеполовой системы самки (*А*) и самца (*Б*) собачьей акулы (*Scyliorhinus canicula*). Основная часть печени, кишечник и левый яичник удалены:

1 — воронка яйцеводов; *2* — обрезок пищевода; *3* — скорлуповая железа; *4* — рудиментарная передняя часть почки; *5* — выделительный отдел почки; *6* — вторичный мочеточник; *7* — маточный отдел яйцевода (мюллерова канала); *8* — клоака; *9* — брюшной плавник; *10* — мочевой сосочек; *11* — прямая кишка; *12* — яичник; *13* — рудиментарные яйцеводы; *14* — придаток семенника; *15* — мочеполовой сосочек; *16* — копулятивный придаток; *17* — семенной мешок; *18* — семенной пузырек; *19* — семенник; *20* — семяпровод (вольфов канал)

семенной мешок (saccus seminalias; *17*), рудимент конечной части мюллерова канала. Мочевого пузыря у акуловых рыб нет.

У самок выведение мочи осуществляется точно так же, вольфов канал редуцирован, а яйца выходят через мюллеров канал. Воронки обоих яйцеводов (oviductus; *1*) открываются в брюшную полость, располагаясь бок о бок на брюшной стороне передней части печени, между ней и брюшной стенкой тела. Яйцеклетки, перемещаются сюда от яичника при участии ресничек мерцательного эпителия брюшины после длительного путешествия по открытому целому. Яйцевод огибает печень спереди, проходит мимо яичника (ovarium; *12*), формируя здесь расширение, скорлуповую железу (*3*; рудиментарную у живородящего катрана), затем направляется к клоаке (*8*), куда открывается независимо от мочеточника. В задней части яйцевода формируется расширенный маточный отдел или просто матка (uterus; *7*). Для живородящего катрана такой термин представляется вполне адекватным.

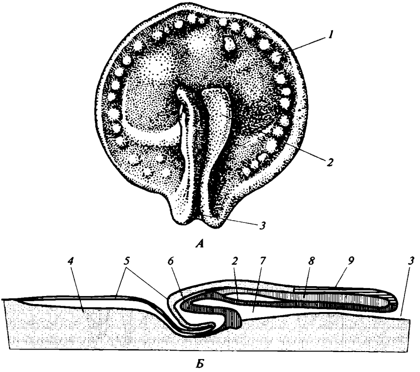


Рис. 70. Зародышевый диск акулы на поверхности крупного желтка:

А — внешний вид на стадии ранней нейрулы; *Б* — схематический сагиттальный разрез; *1* — кровяной островок; *2* — тело зародыша; *3* — бластопор; *4* — желток; *5* — кожная эктодерма; *6* — энтодерма; *7* — полость кишки; *8* — хордомезодерма; *9* — нейральная эктодерма

Развитие зародыша. Дробление зиготы акулы из-за обилия желтка носит лишь частичный характер и называется дискоидальным. На поверхности желтка формируется зародышевый диск (рис. 70), прикрывающий анимальный полюс яйца и соответствующий всей поверхности бластулы амфибий, описанной в общем очерке организации позвоночных. Под бластодиском расположена небольшая сегментационная полость (бластоцель). В своеобразном процессе гаструляции, происходящем при данной конфигурации зародыша, довольно ясно различимы такие события, как инвагинация — подворачивание слоя клеток (бластодермы) на одном краю диска (соответствующем верхней губе бластопора) в глубину, и эпиболия (обрастание желтка краями диска). Уходящий в глубину пласт клеток ползёт под поверхностным слоем (под эктодермой) в сторону центра диска, образуя энтодерму, полоску клеток хорды в её центре и зачатки будущей мезодермы по бокам.

По мере дальнейшего формирования зародыша его голова и хвост приподнимаются над поверхностью яйца и, наконец, отделяются от остатков желтка, уже окружённого его тканями, формируя тонкий стебелёк. В конце длительного срока беременности (22 месяца) самка катрана рождает маленьких (длиной примерно 35 см), полностью сформированных акул; таким образом, личиночная стадия в развитии отсутствует.

Для представителей класса костных рыб (Osteichthyes) характерны: наличие в покровах костных чешуй, присутствие костной жаберной крышки и четырех жаберных дуг с рудиментарными жаберными перегородками или вовсе без них, накладные и замещающие кости, укрепляющие скелет головы и туловища, тенденция редукции мясистой лопасти парных плавников и, соответственно, её скелета (базалий и радиалий) в пользу кожной лопасти, армированной костными лучами (лепидотрихиями), у современных видов почти исключительно равнолопастный хвостовой плавник (гомоцеркального типа), нейтральная плавучесть, достигаемая за счёт плавательного пузыря, лишь в редких случаях — половые протоки почечного происхождения, которые отсутствуют у костистых рыб, как правило, наружное оплодотворение.

Костные рыбы — безусловно, одна из самых процветающих групп позвоночных животных, их разнообразие превышает 27 000 видов, приближаясь к половине суммарного количества видов во всех группах позвоночных.

Водная среда обитания, особенно морская, отличается достаточно стабильными условиями — солёностью (около 30 ‰), прозрачностью (в Саргассовом море — до 40 м), диапазоном температур (+3 °С — +35 °С), плотностью среды (почти в 800 раз плотнее воздуха) и, соответственно, градиентом давления (1 атм. на 10 м погружения). Неслучайно среди морских рыб встречается так много стенобионтов, т.е. видов, не способных переносить сколько-нибудь значительные колебания солёности, среднегодовых температур, прозрачности воды и т.д.

При рассмотрении организации костных рыб мы будем в качестве удобного демонстрационного объекта использовать обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis*), который широко представлен в пресноводных водоёмах Европы и умеренной зоны Азии.

Внешнее строение. Веретеновидное тело окуня несколько сжато с боков, в целом обтекаемо и вполне типично для костистых рыб. Условной границей между туловищем и хвостом служит заднепроходное (анальное) отверстие, непосредственно позади которого открываются два других (у самки) непарных отверстия — половое и мочевое (у самца они объединены). В плавниках окуня, как и у других костистых рыб, практически полностью редуцирована мясистая лопасть, она вытеснена кожной лопастью, получившей решающие преимущества благодаря появлению костных плавниковых лучей (лепидотрихий), сформировавшихся из костных чешуй. Грудные плавники располагаются типичным образом, непосредственно позади жаберного отверстия, брюшные же плавники у окуня необычным образом сдвинуты вперёд, к голове и находятся под грудными. Среди непарных плавников хвостовой служит главным движителем. Для окуня и большинства других костистых рыб характерен гомоцеркальный хвостовой плавник. Хотя внешне он представляется равнолопастным, в нём обнаруживается внутренняя асимметрия — задний конец осевого скелета отогнут вверх, в чём видят следы гетероцеркальности хвостового плавника предков. Два спинных плавника неодинаковы. Задний спинной, как и анальный плавник на нижней стороне хвостового стебля, довольно мягок. Располагаясь позади центра масс рыбы, они действуют в качестве стабилизаторов, аналогично оперению стрелы. Передний спинной плавник у окуня и многих других представителей отряда окунеобразных жёсток, его лучи толсты и колючи. При резком повороте во время погони он принимает

значительную нагрузку, эффективно притормаживая переднюю часть тела. Он служит дестабилизатором, радикально повышая маневренность рыбы, поскольку располагается впереди от центра масс. Ту же роль приняли благодаря своему перемещению вперёд и брюшные плавники. У окуня — эволюционно продвинутой костистой рыбы парные плавники лежат в вертикальных плоскостях, а не в горизонтальных, как у акулы. Взмахи этих плавников позволяют окуню выполнять небольшие перемещения и предотвращают переворот вверх брюхом, угрожающий из-за того, что плавательный пузырь расположен ниже центра масс.

Рот у окуня, как и у большинства костных рыб, конечный. Глаза окаймлены узкими и неподвижными веками. Обонятельные мешки открываются впереди от глаз, ноздри раздвоены — перегорожены мостиком с высоким гребешком. При быстром плавании позади него возникает разрежение, вызывающее поток воды через носовую полость. Бока головы образованы сзади плоскими жаберными крышками (operculum), прикрывающими жабры. На нижней стороне головы жаберные крышки продолжаются жаберными перепонками, которые укреплены лежащими в них саблевидными косточками.

Кожные покровы. Кожа окуня на туловище и хвосте покрыта округлыми тонкими костными чешуями (рис. 71), которые расположены косыми рядами и черепицеобразно накрывают друг друга. Открытые участки чешуй усажены мелкими зубчиками (*3*), которые прикрыты лишь тонким эпидермисом и слоем слизи, отчего кожа окуня шершава на ощупь. Такие чешуи называются ктеноидными (т. е. гребневидными; рис. 71, *В*) в отличие от более обычных циклоидных,

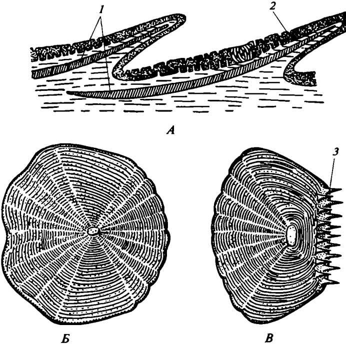


Рис. 71. Кожа костистых рыб:

А — продольный микросрез; *Б*, *В* — два типа костных (эласмоидных) чешуй, задний, не прикрытый другими чешуями край справа; *Б* — циклдоидная; *В* — ктеноидная; *1* — костная чешуя; *2* — эпидермис; *3* — ктеноид — гребешок из шипиков

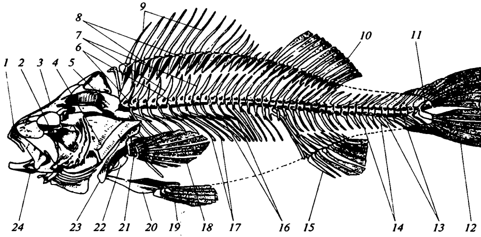


Рис. 72. Скелет костистой рыбы (окуня):

1 — вторичная верхняя челюсть; *2* — первичная верхняя челюсть; *3* — мозговой череп; *4* — жаберная крышка; *5* — задневисочная кость; *6* — туловищные позвонки; *7* — остистые отростки невральных дуг; *8* — птеригиофоры (радиальные элементы); *9* — лепидотрихии переднего спинного плавника; *10* — задний спинной плавник; *11* — уростиль; *12* — гомоцеркальный хвостовой плавник; *13* — хвостовые позвонки; *14* — остистые отростки гемальных дуг; *15* — анальный плавник; *16* — верхние рёбра; *17* — нижние рёбра; *18* — грудной плавник; *19* — брюшной плавник; *20* — тазовый пояс; *21* — радиальные элементы грудного плавника (скелет остаточной мясистой лопасти); *22* — коракоид; *23* — клейтрум; *24* — нижняя челюсть

абсолютно гладких (рис. 71, *Б*). При быстрых рывках шероховатости турбулизуют пограничный слой окружающей воды, тратя на это энергию мышц, но в результате поток более надёжно смыкается позади хвоста, не допуская втягивания в эту разреженную область спутной (т. е. идущей вдогонку) струи с отрывом пограничного слоя (вызывающим формирование крупных вихрей и как следствие — резкий скачок лобового сопротивления). В этом видят одно из проявлений адаптации большеголовой и несколько кургузой рыбы к преследованию быстрой добычи.

Эпидермис содержит много одноклеточных слизистых желёз. По боковой стороне туловища от головы до хвоста проходит канал боковой линии, прободающий чешуи одного из горизонтальных рядов и в каждой из них открывающийся отверстием наружу. На голове разветвления каналов пронизывают поверхностные кости черепа.

Скелет. Скелет окуня, как и у других костистых рыб, состоит преимущественно или даже почти исключительно из костей, среди которых различают две категории — замещающие и покровные (см. с. 65).

Осевой скелет окуня в некоторых отношениях сходен с позвоночником акулы. Он так же подразделен на туловищный отдел с рёбрами (рис. 72; *6*) и хвостовой — с гемальными дугами на позвонках (*13*), позвонки так же амфицельны и оставляют между соседними телами объёмистые камеры, где располагаются остатки хорды. Но развиваются в онтогенезе тела позвонков у костистых рыб по типу покровных окостенений — из окружающей хорду соединительно-тканной оболочки (первоначально — в виде тонкостенных цилиндрических трубок). Вставочные пластинки в

дугах (какие характерны для акул) отсутствуют, так что основные дуги разделены промежутками. Они сильно вытянуты и увенчаны длинными и тонкими непарными остистыми отростками (processus spinosus; *7*, *14*), соответственно верхними или нижними (в хвостовом отделе). Длинные изогнутые рёбра формируют более совершенный каркас для стенок брюшной полости, чем короткие рёбра акулы. Помимо главных, нижних рёбер (*17*), у окуня имеются и верхние. Это тонкие мускульные косточки (*16*) — дополнительные окостенения миосепт.

Череп составлен многими костями, он намного сложнее акульего. Рассмотрим его на примере судака (*Stizostedion lucioperca*; рис. 73), близкого к окуню, но более крупного. Основные компоненты скелета головы те же, что и у хрящевых рыб — это мозговой череп (neurocranium) и висцеральный череп (splanchnocranium). В них развиваются замещающие окостенения, а снаружи налегают покровные окостенения, в совокупности составляющие дерматокраниум (dermatocranium).

Для окуня и многих других костистых рыб характерен череп с узким основанием — тропибазальный,— в котором мозг располагается позади тесно сближенных глаз. Замещающие окостенения осевого черепа принято делить на четыре группы. Во-первых, это четыре затылочные кости — основная (basioccipitale) и пара боковых затылочных (exoccipitale), окружающие большое затылочное отверстие (foramen occipitale), а также верхнезатылочная кость (supraoccipitale; рис. 73, *10*). Во-вторых, это костная слуховая капсула, в состав которой на каждой стороне черепа входят пять ушных костей, наиболее крупная переднеушная (prooticum; рис. 73, *8*). В-третьих, это клиновидные кости, сфеноиды, которые располагаются на

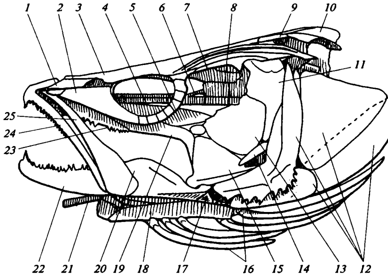


Рис. 73. Череп костистой рыбы (судака):

1 — носовая; *2* — слёзная; *3* — лобная; *4* — парасфеноид; *5* — внутренняя крыловидная; *6* — основная клиновидная; *7* — боковая клиновидная; *8* — переднеушная; *9* — теменная; *10* — верхнезатылочная; *11* — гиомандибуляре; *12* — кости жаберной крышки; *13* — задняя крыловидная; *14* — симплектикум; *15* — квадратная; *16* — лучи жаберной перепонки; *17* — угловая; *18* — гиоид; *19* — наружная крыловидная; *20* — сочленовная; *21* — базигиале; *22* — зубная; *23* — нёбная; *24* — предчелюстная; *25* — верхнечелюстная

переходе от слуховых капсул к области глазниц, — непарная основная клиновидная (basisphenoideum; рис. 73, *6*) и парные боковые клиновидные (laterosphenoideum; рис. 73, *7*). В межглазничной перегородке может сохраняться неокостеневший хрящ, полностью вытесненный у окуня крупными глазными яблоками. У многих костистых рыб, например у сазана, имеется ещё пара глазоклиновидных костей (orbitosphenoideum). В-четвёртых, это три обонятельные, или решётчатые, кости, расположенные в передней части черепной коробки, — срединная обонятельная кость (mesethmoideum) и пара боковых обонятельных (ectoethmoideum).

На описанный комплекс замещающих окостенений налегают покровные кости. Это три пары костей — маленькие носовые (nasale; рис. 73, *1*), очень крупные лобные (frontale; рис. 73, *3*) и небольшие теменные (parietale; рис. 73, *9*). На боковых сторонах головы первоначальный панцирь из сросшихся чешуй у судака и многих других костистых рыб сохранился очень слабо. Его остатки представлены мелкими косточками подглазничной дужки (по ним проходит один из каналов боковой линии) и крупной слёзной костью (lacrimale; рис. 73, *2*). На нижней поверхности осевого черепа развиты две покровные кости, наследие зубных полей, занимавших у предков внутреннюю поверхность ротоглоточной полости. Они возникли не из чешуй, а из окостенений при дентиновых зубах. Это очень крупный парасфеноид (parasphenoideum; рис. 73, *4*), главная продольная балка мозговой капсулы, и лежащий перед ним, действительно несущий зубы сравнительно небольшой сошник (vomer).

Висцеральный череп в своей основе состоит из тех же висцеральных дуг, что и у акулы, — челюстной, подъязычной и пяти жаберных. Части челюстной дуги претерпели у костистых рыб сложную судьбу. Нёбноквадратный хрящ в значительной степени сохранил свою ответственную роль в черепе, преобразовавшись в сложный комплекс замещающих и покровных окостенений, так называемую ***первичную верхнюю челюсть*** (см. рис. 72, *2*). В дополнение к гиостильной подвеске — через посредство гиомандибуляре к слуховой капсуле мозгового черепа — он получил надежную опору передним концом в области обонятельной капсулы, что повлекло за собой два важных следствия. Во-первых, у костистых рыб (и вообще почти у всех костных) половинки верхней челюсти не соединены между собой по средней линии, и потому висцеральный череп способен к поперечной деформации с большой амплитудой. Во-вторых, для этих рыб характерен конечный рот.

Первичная верхняя челюсть сформирована у костистых рыб пятью костями, возникшими как в пределах нёбноквадратного хряща (замещающими), так и поверх него (покровными). Главные компоненты — это нёбная кость (palatinum; рис. 73, *23*) смешанного происхождения и замещающая квадратная кость (quadratum; рис. 73, *15*). Кроме того, имеются три крыловидные кости — одна замещающая, задняя крыловидная (metapterygoideum; рис. 73, *13*), и две покровные, наружная (ectopterygoideum; рис. 73, *19*) и внутренняя (entopterygoideum; рис. 73, *5*). Важная роль в хватательном аппарате у костистых рыб принадлежит ***вторичной верхней челюсти*** (см. рис. 72, *1*), которая расположена впереди от первичной верхней челюсти и также подвижно связана с передним концом осевого черепа. Она образована двумя парами покровных костей — беззубой верхнечелюстной (maxillare; рис. 73, *25*) и расположенной перед ней и несущей зубы предчелюстной (premaxillare; рис. 73, *24*).

Нижняя челюсть, половинки которой подвижно связаны между собой в области подбородочного симфиза, образована у костистых рыб всего тремя парами костей

и топографически не разделена на первичную и вторичную челюсти. Прежде всего, заслуживает упоминания окостенение меккелева хряща, сочленовная кость (articulare; рис. 73, *20*), подвижно соединённая с квадратной костью *первичным челюстным суставом*. Затем это крупная покровная кость, зубная (dentale; рис. 73, *22*), действительно несущая зубы. Наконец, это маленькая покровная угловая кость (angulare; рис. 73, *17*), расположенная на самом заднем конце нижней челюсти, на внутреннем краю её нижнего бортика.

Подъязычная дуга у судака, как и у других костных рыб, подразделена на большее число элементов, чем у акулы. Её верхний членик, гиомандибуляре (рис. 73, *11*), так же прикреплён суставом к слуховой капсуле черепной коробки и осуществляет подвеску челюстной дуги, с которой у костистых рыб сращён неподвижно в единый блок. В блоке закреплена ещё одна небольшая кость, симплектикум (symplecticum; рис. 73, *14*) — фрагмент гиомандибуляре. Традиционно данный тип подвески называли гиостилией, но с учётом второй точки контакта (между нёбной и боковой обонятельной костями) для этого типа предложено более узкое понятие этмогиостилии. Костный блок в составе первичной верхней челюсти и частей подъязычной дуги получил имя подвески (в смысле — подвешенного элемента), назван *суспензорием* (suspensorium). Под действием специальных мышц он качается в поперечном направлении, эффективно изменяя объём ротоглоточной полости и способствуя прокачиванию воды (особенно важно всасывание, которое эффективно способствует захвату мелкой добычи). Гиоид (рис. 73, *18*), нижний парный членик подъязычной дуги, сочленён спереди с узкой продольно ориентированной копулой (basihyale; рис. 73, *21*).

С подъязычной дугой соединена не только первичная верхняя челюсть, но и жаберная крышка. Возможно, в связи с этим состав подъязычной дуги усложнён не только за счёт упомянутого разделения гиомандибуляре, но и благодаря добавочному подвижному звену, вставленному между собственно гиомандибуляре и гиоидом (это interhyale, или stylohyale, не заметное снаружи). Собственно жаберная крышка (operculum; см. рис. 72, *4*) образована четырьмя покровными костями (крышкой, предкрышкой, подкрышкой и межкрышкой), а снизу к ней примыкает кожистое продолжение, армированное скелетом из семи саблевидных покровных косточек — соединённых с гиоидом лучей жаберной перепонки (рис. 73, *16*).

Жаберные дуги так же расчленены, как и у акулы, но верхними концами прикреплены к черепной коробке; копула непосредственно продолжает назад копулу подъязычной дуги. Вполне развиты четыре жаберные дуги, а пятая сильно редуцирована и представлена лишь одним нижним члеником.

Скелет конечностей. Скелет конечностей окуня (см. рис. 72) изменен в сравнении с акульим благодаря костным чешуям и их производным. Во-первых, кожная лопасть плавников у костных рыб снабжена костными лучами, так называемыми лепидотрихиями (т. е. «чешуйными нитями»), обладающими любой необходимой прочностью и выгодно заменившими эластотрихии. Благодаря этой выгоде кожные лопасти плавников чётко доминируют по величине над мясистыми лопастями, которые редуцированы. Во-вторых, покровные окостенения составляют подавляющую часть плечевого пояса. В непарных плавниках — двух спинных и анальном — скелет мясистой лопасти представлен неплохо, здесь радиальные элементы традиционно называются птеригиофорами (см. рис. 72, *8*), но они целиком погружены в толщу осевой мускулатуры и перемежаются с остистыми отростками позвонков. В хвостовом плавнике мясистая лопасть отсутствует, лепидотрихии

крепятся к позвоночнику непосредственно. Хвостовой плавник выглядит равнолопастным, но в его скелете у окуня и большинства других костистых рыб заметен след отклонения конца осевого скелета вверх. Это шип на последнем позвонке, названный уростилем (см. рис. 72, *11*), результат срастания зачатков нескольких крайних позвонков. Их гемальные дуги преобразовались в веер треугольных косточек ниже уростиля, так называемых гипуралий, к которым крепятся почти все лепидотрихии хвостового плавника. Перед нами гомоцеркальный плавник (см. рис. 72, *12*), равнолопастный только внешне и притом вторично (т. е. в результате относительно поздних эволюционных преобразований).

В грудном плавнике (см. рис. 72, *18*) сохранены четыре костных радиальных элемента (см. рис. 72, *21*) как остаток мясистой лопасти. Так называемый первичный плечевой пояс, гомологичный таковому акулы, невелик. Он образован двумя замещающими костями — лопаткой (scapula) и коракоидом (coracoideum), которые прикрыты снаружи так называемым вторичным плечевым поясом, из нескольких покровных костей. Крупный серповидный клейтрум (cleithrum; см. рис. 72, *23*) формирует задний край жаберного отверстия. Сверху к нему примыкают ещё две кости — надклейтрум (supracleithrum) и задневисочная кость (posttemporale; см. рис. 72, *5*), которые связывают его и весь плечевой пояс с костями ушной капсулы черепа. Термин «вторичный» плечевой пояс условен. Хотя он составлен покровными костями, возникающими в онтогенезе позже хрящевых элементов скелета, в эволюции костных рыб его появление как и всего чешуйного панциря, скорее всего, предшествовало возникновению хрящевого пояса. Брюшные плавники (см. рис. 72, *19*) образованы исключительно кожными лопастями, а парный тазовый пояс (*20*) представляет собой замещающее окостенение.

Мышечная система. Боковая мускулатура туловища и хвоста, как у всех рыб, образована миомерами с разделяющими их плёнками — миосептами. Миосепты зигзагообразны, и местами их направление приближено к продольной оси тела. Это позволяет им участвовать в передаче на позвонки создаваемых миомерами сил, и они укреплены за счёт формирования тонких «мускульных» косточек. Пространственная конфигурация миомеров сложна: как и у акул, нередко они образуют гирлянды вложенных друг в друга воронок, которые на поперечном разрезе имеют вид концентрических колец. Мускулатура плавников в связи с редукцией их мясистой лопасти расположена на поясах. Она подразделена на отдельные мышечные ленты, прикрепленные к лепидотрихиям, благодаря чему плавники способны выполнять сложные движения. Усложнена также мускулатура челюстной и подъязычной дуг — в связи с развитием их поперечной подвижности, появлением жаберной крышки и т. п.

Нервная система. Головной мозг построен существенно иначе, чем у хрящевых рыб. Конечный мозг (рис. 74, *2*) относительно меньше, чем у акулы, его формирование идёт совершенно иным путём. Содержащие нервное вещество боковые стенки переднего мозгового пузыря прогибаются не наружу, а внутрь, разворачиваясь в стороны своими верхними краями. При этом они сильно растягивают перепончатую крышу, под которой располагается полость переднего мозгового желудочка. Такой тип конечного мозга называют «эвертированным» (развёрнутым) в отличие от «инвертированного» мозга с толстой крышей, присущего лопастепёрым рыбам и наземным позвоночным. Спереди к конечному мозгу примыкают сидячие обонятельные луковицы (рис. 74, *1*), не имеющие сколько-нибудь вытянутых обонятельных стебельков. Зато от обонятельных мешков к лу-

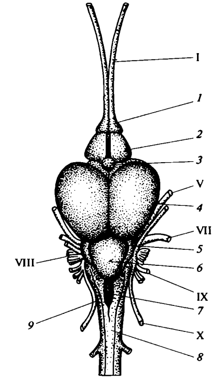


Рис. 74. Головной мозг щуки (*Esox lucius*). Вид сверху:

1 — обонятельная луковица; *2* — конечный мозг; *3* — эпифиз; *4* — зрительная доля среднего мозга; *5* — зернистое вздутие, гомолог ушка мозжечка акулы (см. рис. 64, *5*); *6* — тело мозжечка; *7* — ромбовидная ямка; *8* — спинной мозг; *9* — продолговатый мозг; I—X — головные нервы

ковицам здесь тянутся длинные обонятельные нервы (I). Крыша промежуточного мозга, как и у акулы, несёт эпифиз (рис. 74, *3*). На дне этого отдела также хорошо выражена воронка с нижними долями, сосудистым мешком и прирастающим к ней снизу гипофизом. Крупные зрительные доли среднего мозга (рис. 74, *4*) нависают над крышей промежуточного мозга, отчасти прикрывая её. Их величина отражает как хороший уровень развития зрительного анализатора, так и увеличенный объём желудочка. Столь же сильно развит и мозжечок (рис. 74, *5*, *6*), его передняя часть размещена внутри зрительных долей, внедряясь в расширенную полость среднего мозга.

Органы чувств. *Орган зрения* устроен весьма совершенно для рыб. Роговица слабо выпукла; её форма не влияет на ход световых лучей, поскольку коэффициент преломления расположенной за ней водянистой влаги и воды одинаков. Эффективно преломляет свет и формирует изображение на сетчатке только шаровидный хрусталик. Аккомодация осуществляется за счёт мышцы, которая приближает хрусталик к сетчатке, тем самым выполняя активную наводку на дальнюю дистанцию.

Положение глазного яблока контролируют такие же шесть прикреплённых к склере внешних мышц, как и у акулы.

Органы боковой линии, как и у хрящевых рыб, представляют собой совокупность чувствующих почек (невромастов, см. рис. 32), укрытых в особых кожных каналах, которые связаны с кожным скелетом (пронизывают чешуи и покровные кости) и сообщаются с внешней средой через многочисленные отверстия.

Орган слуха представлен только внутренним ухом (см. с. 73 и рис. 34).

Для *органов обоняния* окуня и большинства других костистых рыб характерно полное подразделение каждой ноздри на переднюю и заднюю, чем облегчается сквозной ток воды через обонятельный мешок.

Органы вкуса — это единственная категория органов чувств, которую считают приуроченной к энтодерме. Они образованы чувствующими почками, вкраплёнными в покровный эпителий, в том числе в эпидермис. Каждая включает множество опорных клеток и меньшее число рецепторных клеток с коротким и тонким

чувствительным отростком на вершине. Свои сигналы эти клетки передают в мозг по оплетающим их основания волокнам VII, IX и X головных нервов. Вкусовые почки могут быть разбросаны по поверхности тела и чрезвычайно многочисленны (например, у некоторых карповых рыб). Тогда лицевой нерв образует мощную дополнительную ветвь, а его гипертрофированные ядра (скопления нейронов) до неузнаваемости изменяют форму продолговатого мозга.

Органы пищеварения. Ротовая полость окуня усажена многочисленными мелкими зубами, расположенными на зубной, предчелюстной, нёбной костях и на сошнике, а также на копуле подъязычной дуги и на жаберных дугах, особенно на рудиментарной пятой дуге. Все они наклонены вершинами назад и служат исключительно для удержания добычи, которая проглатывается целиком. Боковые стенки глотки прорезаны пятью жаберными щелями; на внутренней поверхности расположенных между ними жаберных дуг сидят довольно длинные кожные шипики, жаберные тычинки, предотвращающие потерю мелкой добычи через жаберные щели. За глоткой следует короткий пищевод, переходящий в крупный хорошо растяжимый желудок (рис. 75, *5*) V-образной формы с сильными мускулистыми стенками (имеющими гладкую мускулатуру). После желудка начинается тонкая кишка (*15*), которая сохраняет однообразный вид до самого заднепроходного (анального) отверстия. Толстой кишки со спиральным клапаном нет. Начальный отдел кишки, куда впадают жёлчный проток и проток поджелудочной железы, называется, как и у человека, двенадцатиперстной кишкой (*17*). На рубеже, отделяющем её от желудка, у окуня образованы три слепых выпячивания (у некоторых рыб более сотни) — так называемые пилорические выросты (*6*), роль которых не вполне понятна. Скорее всего, там культивируется некая симбиотическая микрофлора, снабжающая рыбу

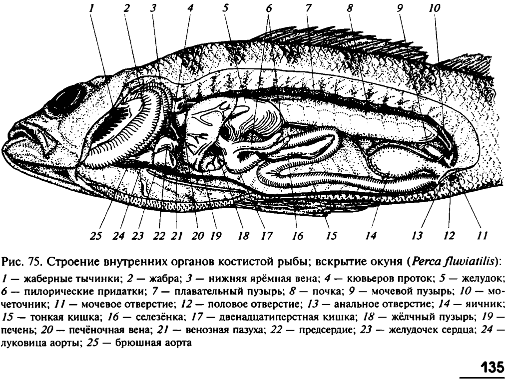


Рис. 75. Строение внутренних органов костистой рыбы; вскрытие окуня (*Perca fluviatilis*):
1 — жаберные тычинки; *2* — жабра; *3* — нижняя ярёмная вена; *4* — кювьеров проток; *5* — желудок; *6* — пилорические придатки; *7* — плавательный пузырь; *8* — почка; *9* — мочевой пузырь; *10* — мочеточник; *11* — мочевое отверстие; *12* — половое отверстие; *13* — анальное отверстие; *14* — яичник; *15* — тонкая кишка; *16* — селезёнка; *17* — двенадцатиперстная кишка; *18* — жёлчный пузырь; *19* — печень; *20* — печёночная вена; *21* — венозная пазуха; *22* — предсердие; *23* — желудочек сердца; *24* — луковица аорты; *25* — брюшная аорта

витаминами или дефицитными аминокислотами. Крупная печень (*19*) окуня имеет жёлчный пузырь (*18*). Поджелудочная железа носит диффузный характер — её чрезвычайно мелкие дольки рассеяны в брыжейке.

Плавательный пузырь (рис. 75, *7*) представляет собой заполненный газами «поплавок», т. е. гидростатический орган, способный компенсировать избыточную плотность тканей, особенно костной ткани, и обеспечивать телу нейтральную плавучесть. У окуня, как и у других костистых рыб, плавательный пузырь развивается как выпячивание спинной стенки пищевода. Соединение с пищеводом в виде так называемого пневматического канала может сохраняться пожизненно (например, у обыкновенной щуки *Esox lucius* и других открытопузырных рыб) или же прерываться в ходе онтогенеза (у окуня и других закрытопузырных рыб). Степень наполнения плавательного пузыря регулируется газовыми железами — густыми сплетениями артериальных или венозных капилляров, в которых кровь соответственно выделяет или захватывает кислород (хотя в плавательном пузыре содержатся также азот и двуокись углерода). Располагаясь в брюшной полости, плавательный пузырь всегда размещен ниже центра масс, в связи с чем уже при небольшом крене тела порождает переворачивающий момент. Ради снижения этого момента плавательный пузырь прижат к верхней стенке брюшной полости, располагаясь практически под самым позвоночником (выше него находится только почка, лежащая вне целома). Сопротивление упомянутому моменту осуществляется за счёт постоянного движения грудных плавников, снулая рыба неизбежно переворачивается вверх брюхом.

Полагают, что первоначально плавательный пузырь возник в эволюции в качестве органа дополнительного (воздушного) дыхания, поскольку вмещать пузырёк воздуха и тем самым выполнять эту роль его предшественник мог даже при самых малых размерах. При этом считается, что обсуждаемый процесс происходил у пресноводных рыб, т. е. у обитателей водоёмов с нестабильным кислородным режимом.

Органы дыхания. У окуня, как и у других костных рыб, первые четыре жаберные дуги несут по полной жабре (т. е. по два ряда жаберных лепестков — по

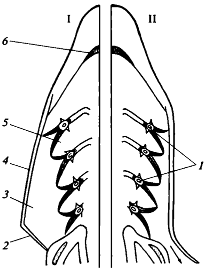


Рис. 76. Схематический горизонтальный (фронтальный) разрез ротоглоточной полости и жаберного аппарата костистой рыбы, показывающий механизм оперкулярного дыхания:

1 — жабры в поперечном разрезе; *2* — эластичная кожная оторочка жаберной крышки в роли клапана; *3* — оперкулярная полость; *4* — костная жаберная крышка; *5* — ротоглоточная полость; *6* — ротовая щель. На правой половине головы (на рисунке слева) показана фаза набирания воды в оперкулярную полость (I), на левой половине — выпускание (II; струя обозначена стрелкой)

две полужабры; рис. 76, *1*). Кроме того, на внутренней стороне основания жаберной крышки размещена так называемая ложная жабра, гомологичная таковой на передней стороне брызгальца акулы. Жаберная крышка (рис. 76, *4*) и её кожистая перепонка (рис. 76, *2*) замыкают позади и ниже жабр так называемую оперкулярную полость (рис. 76, *3*). Они плотно прилегают своим краем к переднему краю туловища (к покровному плечевому поясу), образуя с ним герметичный контакт. В отличие от акул костистые рыбы полностью лишены жаберных перегородок, их жаберные лепестки сидят двумя рядами на каждой жаберной дуге. Живая рыба раздвигает эти ряды, так что лепестки соседних жабр смыкаются вершинами, перегораживая жаберную щель и формируя между ротоглоточной (рис. 76, *5*) и оперкулярной полостями сплошное мелкоячеистое «сито», которое омывается протекающей сквозь него водой.

Акт дыхания осуществляется у окуня и других костистых рыб благодаря поперечному движению жаберных крышек, выполняемому вместе с суспензориями, к которым они подвешены. При отведении жаберной крышки (рис. 76, I) её мягкий кожистый край и продолжающая её вниз перепонка сохраняют герметичный контакт с краем туловища и не пропускают воду в оперкулярную полость снаружи, играя роль клапана. В результате эта полость (*3*), расширяясь, с силой просасывает воду сквозь жабры из ротоглоточной полости. При обратном движении крышки и сужении полости (рис. 76, II) давление в ней повышается; клапан открывается, и вода выходит из-под крышки наружу. Таким образом, расположенная снаружи от жабр оперкулярная полость, способная активно изменять объём и снабженная клапаном, превращена во всасывательный насос. Просасывая воду сквозь жабры, жаберная крышка освобождает от роли насоса ротоглоточную полость. Это позволяет окуню некоторое время плавать с торчащим изо рта хвостом слишком крупной добычи.

Кровеносная система. Все костистые рыбы имеют лишь один круг кровообращения. *Сердце* окуня (рис. 77), как и акулы, зигзагообразно изо-

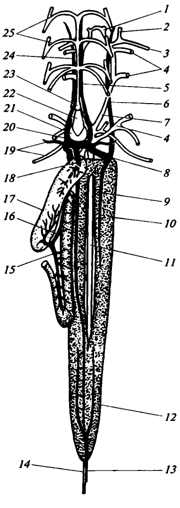


Рис. 77. Схема кровеносной системы костистой рыбы. Вид с брюха:

1 — внутренняя сонная артерия; *2* — наружная сонная артерия; *3* — гиоидная артерия; *4* — выносящие жаберные артерии; *5* — нижняя ярёмная вена; *6* — передняя кардинальная вена; *7* — корень спинной аорты; *8* — кювьеров проток; *9* — задняя кардинальная вена; *10* — почка; *11* — спинная аорта; *12* — воротная вена почки; *13* — хвостовая вена; *14* — хвостовая артерия; *15* — воротная вена печени; *16* — кишка; *17* — печень; *18* — печёночная вена; *19* — подключичные артерия и вена; *20* — венозная пазуха; *21* — предсердие; *22* — желудочек сердца; *23* — луковица аорты; *24* — брюшная аорта; *25* — приносящие жаберные артерии

гнуто в сагиттальной (продольной вертикальной) плоскости, но включает только три отдела — венозную пазуху (*20*), предсердие (*21*) и расположенный под ним желудочек (*22*). Стенки лежащего впереди от желудочка вздутого образования (*23*) образованы не поперечно-полосатой, а гладкой мускулатурой и толстым слоем эластичных волокон, что характерно для артериального русла (рис. 78, *2*). Это луковица аорты (bulbus aortae), пассивный эластичный амортизатор, который накапливает энергию желудочка сердца значительно эффективнее, чем мог бы это делать артериальный конус. В конструкции последнего у акулы важную роль играют карманообразные клапаны (*7*), из которых один венчик сохранён и у костистых рыб — между желудочком и аортой (*3*).

Артериальная система. Брюшная аорта (см. рис. 77, *24*) разветвляется на четыре пары приносящих жаберных артерий (*25*) — к жабрам с I по IV. Выносящие жаберные артерии впадают в непарную спинную аорту (*11*), которая, направляясь назад, отдаёт артерии к парным плавникам, внутренностям и переходит в хвостовую артерию (*14*). Впереди она раздваивается на общие сонные артерии, каждая из которых делится на наружную (рис. 77, *2*) и внутреннюю сонные (*1*). Внутренние сонные артерии входят в череп и там соединяются между собой (как и у других позвоночных), образуя так называемый головной круг.

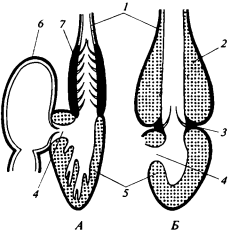


Рис. 78. Схемы внутреннего строения сердца рыб (сагиттальные разрезы, передний конец вверху, брюшная сторона справа):

А — акула; *Б* — костистая рыба (предсердие не изображено); *1* — основание брюшной аорты; *2* — луковица аорты; *3* — рудимент артериального конуса с одним венчиком клапанов; *4* — атриовентрикулярное отверстие; *5* — желудочек; *6* — предсердие; *7* — артериальный конус с клапанами

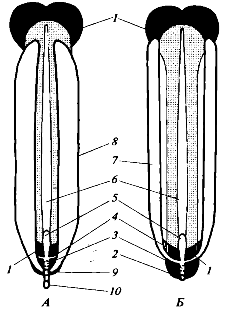


Рис. 79. Особенности мочеполовой системы костистых рыб (на примере щуки); там, где почки прикрыты плавательным пузырем, их силуэт показан точечной штриховкой:

А — самка; *Б* — самец; *1* — почка; *2* — мочеполовое отверстие; *3* — анальное отверстие; *4* — мочеточник; *5* — мочевой пузырь; *6* — плавательный пузырь; *7* — семенник; *8* — яичник; *9* — половое отверстие; *10* — мочевое отверстие

Венозная система во многом сходна с тем, что известно для акулы. Но у костистых рыб отсутствуют боковые вены, а воротная система почек, как правило, неполна: правая задняя кардинальная вена не делится в почке полностью, а тянется вдоль неё, не прерываясь. Это значит, что пропускная способность почки ниже, чем реальный поток крови по задним кардинальным венам. Впереди на уровне сердца задние кардинальные вены сливаются с передними кардинальными в относительно длинные кювьеровы протоки, в которые ближе к впадению в венозную пазуху открываются парные нижние ярёмные (рис. 76, *5*) и печёночные вены (рис. 76, *18*).

Органы выделения. Лентовидные туловищные почки костистых рыб тянутся над плавательным пузырём поверх всей брюшной полости, тесно прилегая снизу к позвонкам и основаниям рёбер. Их передние отделы увеличены и слиты между собой; это лимфоидные, кроветворные органы, не участвующие в формировании мочи. Вольфовы каналы (рис. 79, *4*), исполняющие роль мочеточников, тянутся по краю каждой почки к особому отверстию. У самки оно лежит позади анального и полового, у самца объединено с половым. Перед выходом наружу мочеточники объединяются, образуя мочевой пузырь (рис. 79, *5*).

Половые органы. Гонады костистых рыб мешковидны — парные семенники и часто непарный яичник (например, у окуня; см. рис. 75, *14*; рис. 79 соответственно *7* и *8*) имеют у костистых рыб внутреннюю полость. Почечные протоки не участвуют в выведении половых продуктов, функционирующие протоки представляют собой новообразования, формируются из срастающихся складок брюшины и открываются впереди от мочевого отверстия.

Для костистых рыб характерна своеобразная стратегия размножения, в корне иная, чем у акуловых рыб, — огромное количество мелких и практически незащищённых яиц при наружном оплодотворении. Высокая потенциальная плодовитость компенсирует низкую выживаемость потомства.

Эмбриональное развитие. Яйца окуня и большинства других костистых рыб относят к телобластическому типу. Они содержат меньшее количество желтка, чем у хрящевых рыб, но, тем не менее, испытывают неполное дробление, так что бластодерма выглядит, как одетая на желток шапочка. Дальнейшее развитие включает типичные процессы инвагинации и эпиболии. Своеобразие костистых рыб состоит в определённых признаках рационализации онтогенеза. Образование многих полостей (целомических камер, слуховых пузырьков, невроцеля, глазных пузырей) происходит путём расщепления первоначально сплошных клеточных масс (путём деламинации, или схизоцельно) взамен впячивания и отшнуровывания.

Общий очерк организации рыб

Внешнее строение. Надкласс рыб — самая многочисленная группа позвоночных. Рыбы очень разнообразны по общей форме тела. Примитивная схема ундуляционного плавания, описанная ранее на примере ланцетника (с. 9), используется рыбами с более или менее змеевидным телом и сплошной плавниковой каймой, как у угря (*Anguilla*, см. рис. 86, *9*). Обладатели такого *угревидного движителя* пробегающими спереди назад изгибами тела как бы отталкиваются от воды, порождая подобие реактивной струи. Позадилежащие части тела изгибаются с увеличенной амплитудой, что позволяет им захватывать в сферу взаимодействия

новые порции воды; соответственно увеличивается и скорость их поперечных взмахов. Наиболее эффективным участком плавниковой каймы оказывается её задний конец.

Угревидный движитель считается наиболее экономичным, он встречается у относительно тихоходных рыб, в основном придонных. Но в отношениях хищник — жертва ключевую роль играет не выносливость, а скорость. Это создало предпосылки к радикальному изменению характера движителя. У большинства рыб доминирующая роль в создании тяги закрепилась за хвостовым плавником. Пробегающая по телу полная локомоторная волна заменена гораздо более частыми взмахами хвоста с относительно малой амплитудой.

Быстроходные пловцы (как скумбрия, см. рис. 86, *18*, или тунцы) приобрели вытянутый по вертикали, серповидной формы жёсткий хвостовой плавник, каждая лопасть которого напоминает по форме птичье крыло. Это *скомброидный движитель* (от латинского названия скумбрии — *Scomber*), в котором хвостовой плавник действительно работает, как пара крыльев, только расположен в необычном для крыльев месте, управляется осевой мускулатурой и машет в горизонтальной (фронтальной) плоскости. Такие активные и быстрые пловцы в толще воды — пелагические рыбы, представители сообщества, называемого нектоном, обладают обтекаемой, типичной «рыбообразной» формой тела. У них сложно дифференцированы также и остальные непарные плавники, возникшие из сплошной плавниковой каймы, например, такие, как у окуня.

Обтекаемая форма тела рыбы позволяет снизить лобовое сопротивление. Очень важно, чтобы струи воды, огибающие тело рыбы, плавно смыкались позади, не вызывая значительного разрежения (естественно, способного тормозить движение). Для этого задняя часть тела должна быть достаточно длинной и плавно сужаться к концу. Другой компонент лобового сопротивления — трение о воду, которое нарастает вместе с турбулентностью пограничного слоя и направляет часть мощности мускулатуры на создание кинетической энергии воды. Но если слишком велик угол при вершине хвостового конуса обтекания (например, у большеголовых хищников вроде окуня), то при резком броске за добычей разрежение около хвоста может вызвать отрыв пограничного слоя воды и крупные вихри. В этом случае более выгоден турбулентный пограничный слой, насыщенный кинетической энергией и потому более устойчивый. Этим объясняют существование у окуня турбулизатора в виде ктеноидной чешуи (см. ранее, с. 129 и рис. 71, *В*).

Разумеется, для движения с большой скоростью в плотной среде необходимы значительные энергетические затраты, которые у рыб обеспечиваются деятельностью туловищной мускулатуры. Неслучайно эта мускулатура составляет до 3/4 массы тела рыбы, например у синего тунца (*Thunnus thynnus*) — одной из самых быстроходных рыб, способной плыть со скоростью до 70,8 км/ч. У рыб, как и у других позвоночных, в мускулатуре работают две группы волокон. Во-первых, это белые мышечные волокна, получающие энергию за счёт анаэробного расщепления глюкозы и используемые для кратковременных стремительных бросков с большой мощностью. Во-вторых, — красные волокна, богатые миоглобином, плотнее оплетённые капиллярами и более тонкие, что повышает скорость диффузии кислорода. Они получают энергию за счёт аэробного окисления жиров. Красные мышцы особенно хорошо развиты у таких неутомимых «стайеров», как, например, скумбриевые рыбы (особенно тунцы, рис. 80), у которых при энергичном

плавании температура красных мышц может возрастать на 20 °С по сравнению с температурой окружающей воды.

Почему же в составе миомеров доминируют белые волокна? Как показали эксперименты, изгибы тела активно плывущей рыбы «стряхивают» пограничный слой, делают его необычно тонким, тем самым способствуя повышению градиента скорости в нём, а значит, и вязкому сопротивлению воды. Поэтому максимальная эффективность плавания достигается рыбами при импульсной активной работе, которая соответствует свойствам белых мышц: краткие серии быстрых взмахов хвоста чередуются со скольжением неподвижно вытянутого тела по инерции.

Среди нектонных рыб своими необычно крупными и жёсткими грудными плавниками выделяются летучие рыбы (см. рис. 86, *12*), параллельно возникшие в нескольких систематических группах. Они способны, спасаясь от преследования хищных рыб, выскакивать из воды и пролетать сотню метров по воздуху. Немногие виды пелагических рыб перемещаются в толще воды замедленно, как сельдяной король (***Regalecus glesne***; см. рис. 86, *7*), или даже пассивно дрейфуют, как лишенная хвоста луна-рыба (***Mola mola***, см. рис. 86, *14*), обладательница высокого плоского, но очень короткого туловища.

Среди донных рыб широко распространены своеобразные приспособительные варианты формы тела, приплюснутого снизу или даже сильно уплощенного, распластанного во фронтальной плоскости. Хорошо известны представители хрящевых рыб скаты (надотряд Batoidea; см. рис. 85, *10 — 15*), имеющие хлыстообразный хвост и не способные использовать обычный для рыб ундуляционный движитель. Вместо этого в вертикальной плоскости ундулируют их огромные, разросшиеся вдоль тела грудные плавники, утратившие кожные лопасти и целиком состоящие из мясистых лопастей (см. рис. 83, *3*). У столь же плоских камбал (отряд Pleuronectiformes, например, *Pleuronectes platessa*, см. рис. 86, *10*) из костистых рыб такой перестройки тела не произошло: они просто легли на дно боком, но зато глаз этой стороны переполз на обращённую вверх. У угрей и их многочисленных родственников с жизнью на дне связаны змееобразная форма и чрезвычайная гибкость тела. Поразительного разнообразия достигли парные плавники донных рыб. Среди них встречаются присоски, возникшие из сливших-

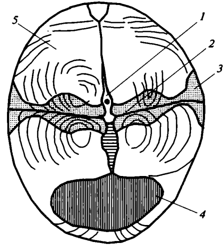


Рис. 80. Поперечное сечение тела тунца на рубеже туловища и хвоста, показано соотношение красной (штриховка точками) и белой мускулатуры:

1 — позвонок; *2* — горизонтальная септа; *3* — красная мускулатура; *4* — брюшная полость (задний конец); *5* — белая мускулатура

ся брюшных плавников и позволяющие рыбе (например, пингагору, *Cyclopterus lumpus*, см. рис. 86, *20*) прочно держаться за камни в прибойной полосе моря, широкие грудные плавники с несколькими свободными лучами, которые подвижны, словно пальцы, и позволяют морскому петуху (*Trigla*) прощупывать песок в поисках зарывшихся беспозвоночных. Морской конёк (*Hippocampus*), не сохранил и следов обычной для рыб обтекаемости тела, плавает с вертикальной ориентацией позвоночника и цепляется тонким хвостом за стебли водорослей, в скоплениях которых живёт.

Не менее своеобразна форма тела многих глубоководных рыб (например, *Chiasmodon*, см. рис. 86, *15*), которые живут в условиях полной темноты и предельной скудости пищевых ресурсов. Они обычно малоподвижны, поэтому слабо нуждаются в адаптациях к быстрому плаванию. Ткани тела глубоководных рыб чрезвычайно нежны, рыхлы, что нередко связывают с необходимостью защиты от гигантского давления воды. На самом деле такая защита не нужна, какой-либо чувствительности к давлению можно ожидать только от газовых пузырей (в силу сжимаемости газов) и химических реакций (скорость протекания которых зависит от давления), тогда как жидкости и твёрдые тела принципиально несжимаемы. Поэтому причину такой рыхлости скорее нужно искать в характерной для океанических глубин скудости органического материала. По-видимому, водянистая консистенция тела отражает тенденцию форсированного роста вопреки недостатку материала. Крупный размер такого хищника или, по крайней мере, его челюстей высоко адаптивен, поскольку повышает шансы при редкой встрече с потенциальной добычей оказаться крупнее, а значит, легче заключить её внутрь своего желудка и таким образом завладеть ею.

Способность рыб поддерживать заданную глубину погружения может достигаться автоматически вследствие нейтральной плавучести или же (при наличии избыточного веса) активным путём, как, например, у акуловых рыб за счёт использования горизонтальных плавников («подводных крыльев») и гетероцеркального хвоста. Достижение нейтральной плавучести составляет важный ресурс экономии энергии у рыб. Именно этим целям служит накопление больших объёмов жировой ткани или сквалена (у акуловых), замена тяжёлых ионов на лёгкие, костной ткани на хрящевую или редукция (до остаточных 5 % от массы тела) туловищного скелета и мышц, как это характерно для глубоководных рыб («плавающие челюсти»).

Широко распространено использование газового поплавка — плавательного пузыря. Плотность воздуха составляет всего 0,0146 г/см^3, тогда как для пресной воды этот показатель составляет 1,0 г/см^3, а для морской — 1,026 г/см^3. Следовательно, для достижения «невесомости» рыбе массой в 100 г при обитании в пресной воде достаточно объёма воздушного резервуара в 7 см^3, а в морской — всего 5 см^3. Однако воздушный резервуар сжимаем при увеличении глубины погружения и нарастании давления воды. Это сжатие, как уже было сказано, компенсируется путём добавления в пузырь газов при помощи расположенной в его стенке газовой железы.

Кожные покровы. Эпидермис рыб целиком образован живыми, неороговевшими клетками, среди которых обычно много одноклеточных кожных желёз, выделяющих слизь. Исключение составляют проводящие много времени вне воды илистые прыгуны (см. рис. 86, *17*), имеющие на поверхности эпидермиса один слой ороговевших клеток. Кориум имеет несколько слоёв коллагеновых волокон, ориентированных приблизительно под углом 45° к продольной оси тела, взаимно

перпендикулярно в соседних слоях. Встречаются плотные скопления одноклеточных желёз. При основании разного рода шипов и колючек располагаются сложные ядовитые железы, выделяющие белковый секрет. Другой распространенный тип сложных желёз — это светящиеся органы, использующие симбиотических светящихся бактерий и особенно сложно дифференцированные у глубоководных рыб (с зеркальной и чёрной пигментными обкладками позади и подобием линзы впереди).

Чешуя рыб однообразна по химическому составу своего минерального компонента, но различна по своей морфологии. Она формируется клетками кориума, но во многих случаях — на внутренней границе эпидермиса, который играет определённую роль в её образовании.

Плакоидная чешуя (см. рис. 60), характерная для акул и скатов, построена из дентина; она идентична зубам акул и точно так же носит временный характер, сменяясь по мере роста рыбы. Близки к ней зубы других позвоночных, хотя и не гомологичны (независимо возникли в эволюции костных рыб). Она также представлена в основном дентиновым конусом с мякотью (пульпой) внутри и особо твёрдым покрытием вершины (это особая форма дентина, но не эмаль, которая откладывается эпидермисом только у рептилий и млекопитающих).

Космоидная чешуя (рис. 81, *Б*) отмечена у вымерших лопастепёрых рыб (Sarcopterygii), из современных — только у латимерии (см. рис. 86, *1*), и то в завуалированной форме. Эта не сменявшаяся в онтогенезе, а постоянно нараставшая по периметру чешуя образовала довольно крупные пластинки. Она в принципе трёхслойна: двойной глубокий слой из губчатой и пластинчатой кости усажен снаружи уплощенными дентиновыми зубчиками, образующими плотный и довольно правильный «паркет» (космин).

Ганоидная чешуя (рис. 81, *А*) наблюдается в другом подклассе костных рыб — у лучепёрых (Actinopterygii), включая представителей двух современных групп (см. рис. 86) — Многопёрообразные (Polypteriformes; см. рис. 86, *3*) и американские Панцирникообразные (Lepisosteiformes, *5*). Это также постоянно нарастающие ромбические чешуи, плотно пригнанные друг к другу по форме и соединенные между собой прослойками соединительной ткани. Это прочный панцирь, заметно сковывающий движения рыбы. На поперечных шлифах ганоидной чешуи вид-

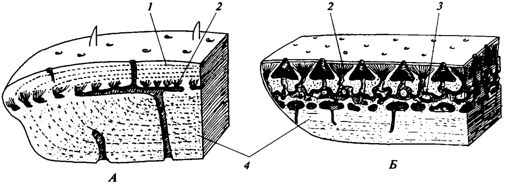


Рис. 81. Особенности внутренней структуры ганоидной (*А*) и космоидной (*Б*) чешуй примитивных костных рыб:

1 — ганоин; *2* — космин; *3* — губчатая кость; *4* — изопедин

но, что она двухслойна, включает пластинчатое костное основание и наружный пласт, производный от дентиновых зубчиков, слитых в сплошной блестящий эмалеподобный слой (ганоин; см. рис. 81, *А*, *1*), соответствующий более твёрдому дентину. На шлифах обычно виден также слой космина с мелкими полостями (см. рис. 81, *А*, *2*), расположенный под пластом ганоина и подтверждающий участие замурованных зубчиков в его формировании.

Чисто *костная чешуя*, характерная почти для всех современных костных рыб, сформировалась у двоякодышащих рыб из космоидной чешуи (после утраты космина), а у лучепёрых рыб — из ганоидной чешуи (потерявшей ганоин). У большинства костистых рыб (Teleostei) это тонкие округлые пластинки, которые черепицеобразно налегают друг на друга в толще кориума (эласмоидные чешуи). Их непрерывный рост по периметру не вполне равномерен из-за циклически изменяющихся условий (температура воды, пищевые ресурсы и т. п.) и оставляет годичные кольца, позволяющие оценить возраст рыбы. Многими донными костными рыбами (как сом *Silurus*; см. рис. 86, *11*) и крупными быстроходными (например, тунцами) чешуя утрачена. У осетровых рыб (см. рис. 86, *4*) нет взаимного налегания чешуек. Вдоль тела проходят 5 рядов крупных «жучек», а остальная поверхность покрыта мелкими звёздчатыми чешуйками. В передней части тела у осетровых рыб подобные жучкам чешуи образуют сплошной панцирь (рис. 82), прототип дерматокраниума и покровного плечевого пояса костных рыб.

Окраска рыб определяется присутствием несколько категорий пигментных клеток, различаемых по характеру пигмента. Например, меланоциты содержат чёрный пигмент меланин, иридоциты — пуриновое основание гуанин, тонкими многослойными пластинками которого обусловлен характерный блеск рыбьей чешуи. Пигментная клетка, как и хроматофор (пигментное тело внутри неё), может

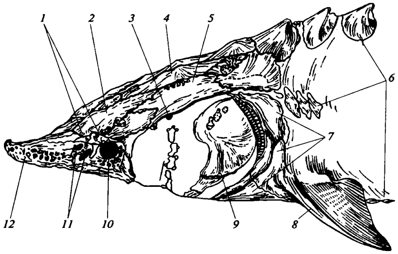


Рис. 82. Костный панцирь головы представителя осетровых рыб — стерляди (сухой препарат). Вид вполоборота сбоку и сверху:

1 — носовые кости; *2* — лобная кость; *3* — брызгальце; *4* — теменная кость; *5* — чешуйчатая кость; *6* — костные чешуи тела («жучки»); *7* — кости покровного плечевого пояса; *8* — грудной плавник; *9* — кость жаберной крышки; *10* — глазница; *11* — двойная ноздря; *12* — рострум

амёбообразно двигаться, меняя свою форму, под влиянием нервных импульсов. На этом основана способность многих рыб (особенно камбал из Pleuronectiformes) подгонять окраску под окружающий фон.

Скелет. *Осевой скелет* рыб представлен позвоночником, но в его способности противостоять продольному сжатию (миомерами боковой мускулатуры) важная роль остаётся за хордой. Её полужидкое внутреннее содержимое несжимаемо, но под нагрузкой в нём развивается высокое давление, которое оболочки хорды должны выдерживать. Двояковогнутые тела позвонков с отверстием в центре не вытесняют хорду полностью, а только перетягивают её своими кольцами, удачно укрепляя и придавая ей чётковидную форму. Непосредственного контакта между телами соседних позвонков нет, они упираются друг в друга через жидкий пузырь — остаток хорды. У нескольких относительно примитивных групп рыб позвонки состоят из одних лишь дуг, тела отсутствуют вовсе. Таковы Цельноголовые (Holocephali; см. рис. 85; *16*), Двоякодышащие (Dipnoi; см. рис. 86, *2*), латимерия (*Latimeria*, Coelacanthini; *1*) и Осетрообразные (из костнохрящевых, Chondrostei; см. рис. 86, *4*). Образующие спинномозговой канал верхние дуги только у хрящевых рыб и осетрообразных укомплектованы вставочными пластинками. У костных рыб невральные дуги (и гемальные в хвосте) несут остистые отростки. Нижние дуги в туловище дают опору рёбрам.

Череп рыб характерен доминирующей величиной висцерального скелета (скелета глотки) в сравнении с осевым, или мозговым, черепом. Последний у хрящевых рыб и относительно примитивных костных может иметь широкое основание (быть платибазальным, в котором мозг размещён между глазницами), а у большинства костистых рыб — узкое основание (тропибазальный череп с мозгом позади глазниц).

Для всех костных рыб характерно присутствие костной ткани в черепе, прежде всего, в составе дерматокраниума. У осетрообразных мозговой череп не имеет замещающих окостенений, участки хряща сохраняют и висцеральные дуги. У представителей отдела Костистые рыбы (Teleostei) окостенения развиты гораздо полнее, хотя участки хряща сохраняются в мозговом черепе и у них (например, у лососёвых рыб, щуки; см. рис. 86 соответственно *6* и *8*).

Висцеральный череп состоит из членистых обручей — висцеральных дуг: челюстной, подъязычной (гиоидной) и нескольких жаберных, от пяти до семи (у некоторых примитивных акул). Жаберные дуги лежат в стенках глотки, ковнутри от жабр, но акулы имеют ещё снаружи от каждой жабры по паре экстрабранхиальных хрящей, залегающих неглубоко под кожей. Челюстная дуга образует собственно челюстной аппарат, жаберные дуги поддерживают аппарат водного дыхания, а подъязычная дуга занимает промежуточное положение между челюстным и жаберным. У большинства её верхний элемент, гиомандибуляре, подвешивает челюстную дугу к мозговому черепу (гиостилия). Но у примитивных акул (6- и 7-жаберных) нёбноквадратный хрящ крепится к черепу также и самостоятельно — позади глазницы (амфистилия). Судя по этому факту, эволюция подвески у хрящевых рыб двигалась от жёсткой к более свободной. У большинства костных рыб первичная верхняя челюсть получает дополнительную опору, помимо гиостильной, на обонятельную капсулу, перед глазом (этмогиостилия). Наконец, у двух групп рыб — у химер, хрящевых рыб подкласса Цельноголовые (Holocephali), и у костных Двоякодышащие рыбы (Dipnoi) — нёбноквадратный хрящ непосредственно прирастает к мозговому черепу, неподвижно и чрезвычайно прочно (аутостилия).

Подъязычная дуга у двоякодышащих сохраняет следы участия в подвеске челюстной дуги, но у цельноголовых — нет.

Скелет конечностей. Образованные хрящом или замещающими окостенениями плечевой и тазовый пояса закреплены у рыб в толще мышц, только у скатов (рис. 83) плечевой пояс прикреплен к позвоночнику. Другое дело — покровный плечевой пояс костных рыб (Osteichthyes), который своим верхним концом крепится к черепной коробке. В плавниках хрящевых рыб, как и у некоторых костных, хорошо развта мясистая лопасть, но у костистых (Teleostei) она рудиментарна или отсутствует. У скатов, плавающих за счёт ундуляции широкими и продольно растянутыми грудными плавниками, последние целиком представлены мясистой лопастью (рис. 83, *3*, *4*).

Мышечная система. Осевая мускулатура (расположенная в туловище и хвосте и образованная миомерами) сохраняет правильную метамерию, нарушающая её мускулатура парных плавников развита слабо (исключение — скаты).

Известная уникальная способность воды свободно передавать электрические поля (в частности, потенциалы действия мышц) послужила основой для развития у рыб, с одной стороны, высокой чувствительности к этим потенциалам (на основе специфических рецепторов), а с другой — *электрических органов*, производящих разряды для активной ориентации, иногда пригодные в качестве оружия. Считается, что они сформировались независимо у представителей, по крайней мере, шести семейств, в большинстве случаев из зачатков мышечных волокон, реже — из нервно-мышечных соединений. Чаще всего они составлены наподобие батарей из стопок хорошо иннервируемых пластинок студенистой ткани. У электрического ската (*Torpedo*; напряжение более 200 В, мощность 2 000 Вт) и

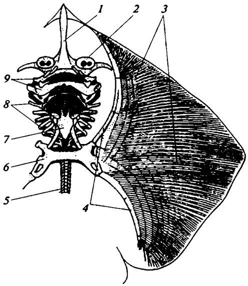


Рис. 83. Фрагмент скелета шиповатого ската. Вид с брюха; виден гипертрофированный грудной плавник:

1 — рострум; *2* — обонятельная капсула; *3* — радиальные элементы мясистой лопасти грудного плавника; *4* — базальные элементы грудного плавника; *5* — позвоночник; *6* — коракоидный отдел плечевого пояса; *7* — копула жаберных дуг; *8* — жаберные дуги; *9* — челюстная дуга

южно-американского электрического «угря» (*Gymnotus*; напряжение более 500 В, сила тока до 0,5 А) мышечное происхождение этих органов не вызывает сомнений. Но оно неочевидно у нильского сома (*Malapterurus*), где этот орган образует слой под кожей туловища. Напряжения разрядов звездочёта (*Astroscopus*) в 5 В достаточно, чтобы отпугивать врагов или обездвиживать мелкую добычу. Многие рыбы с помощью электрических органов ориентируются в окружающей среде (создавая вокруг себя электростатическое поле или испуская коммуникационные сигналы при обитании в слишком мутной воде).

Нервная система. Различия в строении головного мозга, описанные ранее для акулы и костистой рыбы, характерны для подкласса Пластиножаберные класса Хрящевые рыбы и для подкласса Лучепёрые класса Костные рыбы. В основном они затрагивают конечный мозг, стенки которого, содержащие нервное вещество, у акул охватывают справа и слева центральную полость — передний желудочек, намечая разделение этой части мозга на два полушария. Нижняя часть стенок соответствует полосатым телам в мозге вышестоящих групп, а верхняя — плащу. У лучепёрых рыб (Actinopterygii), возможно, из-за дефицита пространства в икринке, боковые стенки конечного мозга не выпячиваются наружу, а наоборот, прогибаются внутрь, так что верхние края обеих половинок плаща обращены внутренней стороной вверх и широко раздвинуты, отчего верхняя стенка нервной трубки растянута в обширную плёнку.

От крыши промежуточного мозга у всех отходит эпифиз, а на нижней стороне позади перекрёста зрительных нервов расположена тонкостенная воронка с продолжением III желудочка внутри и гипофизом на вершине; воронка образует вздутия — пару нижних долей по бокам и сосудистый мешок позади. На крыше крупного среднего мозга у всех заметна пара вздутий — зрительные доли с обширным желудочком внутри.

Мозжечок у акуловых рыб отчетливо подразделён на две части — крупное тело посередине и пара более мелких ушек по бокам от него; обширный, полый и нередко с резкими поперечными складками. У костных лучепёрых рыб мозжечок кажется более простым по форме, слабее выражены его боковые придатки, но он частично внедряется своим «клапаном» в полость среднего мозга. Особенно сильно увеличен мозжечок у видов, специализированных в электрорецепции.

У некоторых костистых рыб (карпообразных и др.) сильно изменён продолговатый мозг из-за несоразмерно крупных вкусовых ядер.

У двоякодышащих рыб (Dipnoi) из класса Костные (Osteichthyes) конечный мозг не вывернут, как у лучепёрых. Мозжечок у них очень слаб.

Органы чувств. *Органы обоняния* представлены у рыб парой округлых обонятельных мешков, на дне которых в виде розетки складок размещён чувствующий эпителий, включающий рецепторные клетки. Ноздри раздвоены, чем облегчается сквозной ток воды через него, возникающий под влиянием внешнего потока при движении рыбы. У относительно малоподвижных рыб, в частности скатов и некоторых акул, задняя ноздря перемещена на край разреза рта, что позволяет просасывать через неё воду движениями ротоглоточной полости. У двоякодышащих рыб (Dipnoi — Osteichthyes, Sarcopterygii) обособленная задняя ноздря переместилась на нёбо, превратившись во внутреннюю ноздрю — хоану.

Обоняние хорошо развито у многих видов, активно разыскивающих пищу (например, у угреобразных). Напротив, хищники-засадчики (как щука) относятся к разряду микросматов, т.е. животных со слабо развитым обонянием. У многих

стайных рыб особую роль в регуляции поведения играют «вещества тревоги», которые выделяются у этих рыб при повреждении эпидермиса кожи. У проходных рыб важна роль запечатления обонятельных стимулов, маркирующих родной водоём, для возвращения половозрелых особей на свои нерестилища.

Органы вкуса образованы особыми вкусовыми почками, чувствующие клетки которых лишь генерируют импульс, а в головной мозг его передают отростки VII, IX (меньше), X головных нервов.

Органы боковой линии у химер и примитивных акул имеют вид желобков с расположенными на дне чувствующими почками — невромастами; у остальных рыб вместо желобков имеются каналы. Как правило, по боковым сторонам туловища и хвоста тянется одна пара каналов, но иногда их бывает несколько. Поверхность головы занимает разветвленная система из нескольких каналов.

Орган слуха. Невромастов, высокоспециализированных к восприятию звуковых колебаний, во внутреннем ухе рыб не обнаружено. Но два снабженных отолитами рецепторных поля, которые располагаются в круглом мешочке и его выступе, всё же реагируют на звуковые колебания. Особенно хорошо слуховая чувствительность и звуковое общение развиты у костнопузырных рыб (Ostariophysi), которые включают и карпообразных (Cypriniformes). У последних плавательный пузырь связан цепочкой мелких костей, формирующих *веберов аппарат*, со стенкой слуховой капсулы. При экспериментальном перфорировании плавательного пузыря чувствительность к звукам падает в 50 раз.

Некоторым рыбам плавательный пузырь служит звукоизлучателем, который приводится в действие специализированными рёбрами или отдельными косточками *веберова аппарата*. Другие рыбы издают стридуляционные звуки (скрип или треск) с помощью челюстей, жаберных крышек, грудных плавников и даже позвонков. Излучаемые звуки могут выполнять роль предупреждающих, коммуникативных (у стайных видов) или брачных сигналов сезонного применения.

Орган зрения. Фоторецепторы сетчатки костных рыб представлены палочками, а также двойными и одиночными колбочками. У морских рыб чувствительность наиболее высока в жёлто-зелёной части спектра, т.е. в диапазоне, который проникает на наибольшую глубину. У пресноводных рыб пигменты, обеспечивающие цветовое восприятие, обычно наиболее чувствительны к красному, зелёному и голубому участкам спектра.

Палочки, использующие обычный зрительный пурпур (родопсин), способны воспринимать очень низкий уровень освещённости, усваивая более 90 % падающей световой энергии. У глубоководных рыб палочки нередко располагаются в несколько слоёв. На изменение освещённости сетчатка отвечает ретиномоторными реакциями. В зависимости от уровня освещённости она погружает либо палочки, либо колбочки в толщу пигментной оболочки, как бы отключая их.

Органы пищеварения. Для разнообразия устройства пищеварительной системы рыб существенны особенности зубной системы. У акуловых рыб зубы, идентичные плакоидным чешуям, располагаются в несколько рядов по краям нёбноквадратного и меккелева хрящей. Наружные зубы выпадают и заменяются изнутри новыми. У химер имеются несменяемые зубные пластинки, которые растут всю жизнь. У костных рыб зубы распределены по поверхности ротоглоточной полости более равномерно. У костистых рыб (Teleostei) они занимают предчелюстную, нёбную, зубную кости, сошник, копулу и нижние членики жаберных дуг (реже — верхнечелюстную кость). У хищных рыб иглообразные зубы слегка

наклонены назад и удобны для надёжного захвата мягкой добычи. У знаменитой южно-американской пираньи (*Rooseveltiella nattereri*) зубы на предчелюстной и зубной костях имеют вид треугольных пластинок с чрезвычайно острыми краями, что позволяет рыбе откусывать небольшие кусочки мягких тканей от крупной добычи, буквально заживо объедая её до костей. Достойны внимания и крупные нижние глоточные зубы карповых рыб, имеющие гребнистую рабочую поверхность. Они располагаются на крупном и прочном нижнем элементе V жаберной дуги, который крючковиден и управляется за вытянутый верхний конец мощной мускулатурой, способной притягивать кость вверх и водить её по горизонтали. При этом глоточные зубы перетирают корм (в основном растительный) в тонкую кашицу о роговой жерновок, укреплённый на особом выступе затылка. Вероятно, именно по этой причине широко известные карповые рыбы, такие как сазан, лещ, караси, плотва, не имеют желудка, пищевод у них переходит непосредственно в двенадцатиперстную кишку.

Короткий пищевод своими мускулистыми стенками удерживает добычу и продвигает её в желудок перистальтическими движениями. В желудке как особой камере передней кишки объекты обрабатываются в совершенно иной среде, чем в следующей за ней тонкой кишке.

Для хищных костных рыб обычен V-образный желудок, хотя, например, у обыкновенной щуки он прямолинеен. У той же щуки отсутствуют пилорические выросты, но чаще они отходят за желудком у лучеперых рыб в большом количестве (например, их порядка сотни у трески).

Толстая кишка со спиральным клапаном, характерная для хрящевых рыб, имеется, хотя в несравненно более скромном выражении (по относительным размерам и количеству витков клапана), у относительно примитивных костных рыб всех групп, кроме костистых. Но средняя кишка, представленная тонкой кишкой, сильно вытянута и извита, благодаря чему создаёт нужный объём и требуемую площадь всасывательной поверхности в корне иным путём, чем спиральная кишка акуловых рыб. Причиной перехода в эволюции костных рыб от спирального клапана к извитой тонкой кишке вероятно служила её способность к ускоренному продвижению содержимого путём перистальтического сокращения кольцевой мускулатуры как важной предпосылке к интенсификации пищеварения.

Клоакой, общим выводным отделом кишечника с органами мочеполовой системы обладают акуловые рыбы, двоякодышащие и самец латимерии. У химер, у самки латимерии и у лучепёрых рыб кишечник заканчивается самостоятельно, анальным отверстием.

Органы дыхания и плавательный пузырь. Рыбы испытывают при активном движении энергетические ограничения не только из-за высокой плотности среды по сравнению с воздухом (почти в 800 раз), но и из-за меньшей концентрации растворённого в воде кислорода (в 5 раз). В связи с этим у рыб формируется эффективный жаберный аппарат. Как уже было указано, внутренние жабры формируются из двух рядов эпителиальных образований, жаберных лепестков, расположенных снаружи от скелетных жаберных дуг и имеющих эктодермальное происхождение. У хрящевых и примитивных костных рыб, обладающих жаберной перегородкой, ряды лепестков (полужабры) сидят по обеим её сторонам, а у большинства костистых, которые таких перегородок лишены, два ряда лепестков, составляющих жабру, сидят своими основаниями непосредственно на дуге. Достаточно интенсивный газообмен достигается путём принудительного омывания

водой жаберных лепестков второго порядка, которые в виде миниатюрных поперечных полок усаживают лепестки первого порядка, формируя бесчисленные узкие каналы. Эти полки образуют огромную респираторную поверхность и противоточную систему газообмена. Встречные потоки крови в капиллярах каждого лепестка второго порядка и омывающей его воды поддерживают на всём протяжении зоны контакта высокий градиент концентрации растворённых газов и тем самым — условия для эффективного диффузионного обмена. Это позволяет костным рыбам извлекать из воды до 90 % кислорода, правда, энергетические затраты на дыхание составляют около 30 % от общих затрат на обмен веществ.

Насосы, омывающие жаберные лепестки, — это камеры переменного объёма, контролируемые мускулатурой и снабжённые клапанами. У акуловых рыб главный насос, выталкиващий воду наружу через жаберные щели, — это ротоглоточная полость, изменяющая объём при вертикальных движениях её дна. У костных рыб (кроме двоякодышащих и осетровых) возможны (как отмечено ранее) ещё и поперечные движения щёк. У многих акул, включая катрана, примыкающие сбоку к жаберным мешкам (см. рис. 67, *9*) парабранхиальные полости (*6*) отделены от них сомкнутыми вершинами полужабр (*8*). Эти камеры служат всасывающими насосами, увеличивая объём под действием мышц подъязычной дуги, активно оттопыривающих все жаберные перегородки; при этом экстрабранхиальные хрящи в наружных стенках камер позволяют им противостоять внутреннему разрежению. Таким способом поддерживается ток воды в кратких перерывах между рабочими циклами главного насоса.

У костистых рыб, как указано ранее для окуня, поток воды обеспечен эффективным всасывающим оперкулярным насосом снаружи от жабр (см. рис. 76). Жёсткая жаберная крышка способна энергично отодвигаться вбок с сохранением герметичного контакта своего кожистого края (клапана) с задним краем единого жаберного отверстия (областью покровного плечевого пояса).

Личинки двоякодышащих рыб, осетровых и многопёра используют крупные перистые наружные жабры, в основе которых лежат необычно вытянутые жаберные перегородки, усаженные обычными лепестками. Для омывания таких жабр личинка медленно взмахивает ими.

У пресноводных рыб, населяющих водоёмы с неблагоприятным кислородным режимом, известно немало примеров дополнительных органов, воздушного дыхания. Прежде всего, это лёгкие, характерные для древних костных рыб, таких как двоякодышащих или многопёр (*Polypterus*); близок к этому состоянию и плавательный пузырь обитающих в Северной Америке панцирных щук (*Lepisosteus*) и ильной рыбы (*Amia calva*). У многопёра (см. рис. 88, *7*, *16*) несимметричное двухлопастное лёгкое покрыто слоем мускульных волокон, которые при сокращении сжимают его, изгоняя воздух. При этом неизбежно сжимается и панцирь из ганоидных чешуй (*28*) благодаря эластичности соединительно-тканных прослоек, но он упруго сопротивляется, а после расслабления мускулатуры лёгкого вновь расширяется и растягивает его, всасывая воздух (действует наподобие грудной клетки). В этом состоит важная роль твёрдого чешуйного панциря, присущего ныне ещё панцирным щукам.

Поскольку плавательный пузырь не мог служить эффективным поплавком, пока не достиг 7 % объёма тела рыбы, его первоначальной функцией у древних костных рыб могло быть только воздушное дыхание. У современных костистых встречаются уже не связанные с плавательным пузырём дополнительные органы

воздушного дыхания. Это, например, лабиринтовый орган змееголовов и лабиринтовых рыб (плотная губчатая масса в верхней части оперкулярной полости, не слипающаяся благодаря костной основе), слабо ороговевшая кожа илистого прыгуна (*Periophthalmus*), богато васкуляризованные (кровоснабжаемые) стенки желудка обыкновенного вьюна (*Misgurnus*), заглатывающего пузырьки воздуха.

Основу газовой железы плавательного пузыря («красного тела») составляет противоточная капиллярная система, образованная чудесной сетью (rete mirabile) — сплошным слоем параллельных встречных капилляров (артериальных, несущих кровь к эпителиальной выстилке пузыря, и обратных, венозных) длиной до 25—30 мм (у глубоководных рыб). Благодаря эффективной диффузии между встречными потоками противоточная система служит здесь «ловушкой» для молочной кислоты, вызывающей отдачу кислорода гемоглобином вследствие подкисления (эффекта Бора).

В газовой железе синтезируется молочная кислота, которая концентрируется чудесной сетью. Она вызывает диссоциацию оксигемоглобина в приносящих капиллярах с выделением в плазму крови свободного кислорода. В противоточной чудесной сети он также приобретает избыточную концентрацию и диффундирует в полость плавательного пузыря, попутно вытесняя и другие растворённые в плазме газы. Этот «противоточный умножитель» успешно работает до глубин в 6 000 м.

У придонных рыб, таких как камбалообразные (Pleuronectiformes), удильщикообразные (Lophiiformes), звездочёт (*Astroscopus*), плавательный пузырь отсутствует, хотя он может быть у их личинок. То же касается скоростных пелагических пловцов, таких как скумбрия (*Scomber*). Эти хищные рыбы, преследуя добычу, используют быстрые вертикальные перемещения, при которых плавательный пузырь не успевает подстраиваться. При быстром погружении он сжимается и становится бесполезным, а при быстром всплытии может быть раздут и тогда опасен.

Кровеносная система. У относительно примитивных костных рыб (лопастепёрых, осетровых, многопёров, панцирных щук) сердце состоит, как и у акулы, из четырёх отделов — венозного синуса, предсердия, желудочка и артериального конуса. У амии, или ильной рыбы (*Amia calva*), артериальный конус заметно редуцирован. У большинства костистых рыб вместо конуса в начале брюшной аорты развивается луковица аорты (см. рис. 77, *23*; рис. 78, *2*) — вздутие с эластичными стенками, которое служит в качестве амортизатора систолических толчков.

Эмбрионально у костных рыб закладывается шесть пар приносящих жаберных сосудов — для каждой висцеральной дуги, начиная с челюстной. С возрастом первая и вторая пары исчезают за отсутствием соответствующих жабр (у акул ещё сохраняется гиоидная полужабра и соответствующая ей приносящая артерия), и остаются только четыре жаберные артериальные дуги, которые мы и примем за исходное состояние.

В кровеносной системе двоякодышащих рыб (Dipnoi), обладающих лёгкими, проявляются особенности (рис. 84), сходные с известными для земноводных. Во-первых, это парная лёгочная артерия (рис. 84, *8*), связанная с IV жаберной артериальной дугой, во-вторых — лёгочные вены (рис. 84, *10*), возвращающие кровь в сердце, тем самым вызывая смешивание артериальной крови с венозной и формируя лёгочный, или малый, круг кровообращения. Взамен задних кардинальных вен, несущих кровь в кювьеровы протоки, у двоякодышащих появляется непарная задняя полая вена (рис. 84, *12*), впадающая непосредственно в венозную пазуху. Наконец, у этих рыб наблюдается частичная редукция жабр,

в результате которой возникают непрерывные жаберные артериальные дуги (например, у протоптера — две пары, рис. 84), прямой путь крови из лёгочной вены через сердце в голову.

Мочеполовые органы и система осморегуляции. Рыбам присущи мезонефрические, туловищные, или первичные, почки (mesonephros), канальцы (нефроны) которых появляются в большом количестве на каждый сегмент тела. Типичный каналец начинается почечным тельцем, включающим боуменову капсулу с артериальным клубочком внутри, а у костных рыб — также ведущую из целома мерцательную воронку (нефростом; см. рис. 46, *11*). Эмбриональное формирование гонад в тесном соседстве с закладкой почки (медиальнее её) способствует использованию мочевыводящих путей для выведения гамет. Яйца у относительно примитивных рыб выходят наружу по мюллерову каналу, который вместе с одной из воронок предпочки образует яйцевод; они попадают туда через открытый целом благодаря движению ресничек брюшины. Но сперматозоиды как более мелкие, массовые и подвижные гаметы через открытый целом не проходят, а выводятся вольфовым каналом (архинефрическим протоком). Они попадают туда по особым канальцам туловищной почки, чаще всего сконцентрированных в её переднем или заднем отделе. У акуловых рыб (см. рис. 69) передняя часть почки (фактически придаток семенника) и вольфов канал специализированы на выведении сперматозоидов (у самок редуцированы), а задняя, функционирующая половина почки получила новый (вторичный) мочеточник.

Но у большинства костистых рыб с характерной для них стратегией размножения (огромным количеством вымётываемых гамет при низкой выживаемости потомства) выработаны совершенно иные способы выведения половых продуктов,

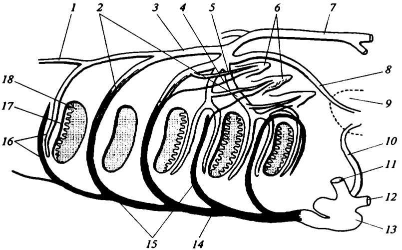


Рис. 84. Передняя часть кровеносной системы двоякодышащей рыбы (*Protopterus*). Вид сбоку:

1 — общая сонная артерия; *2* — выносящие жаберные артерии; *3* — корень спинной аорты; *4* — приносящая артерия наружной жабры; *5* — выносящая артерия наружной жабры; *6* — остатки наружных жабр, функционирующих у личинки; *7* — спинная аорта; *8* — лёгочная артерия; *9* — лёгкое; *10* — лёгочная вена; *11* — кювьеров проток; *12* — задняя полая вена; *13* — сердце; *14* — брюшная аорта; *15* — приносящие жаберные артерии; *16* — гиоидные артерии — приносящая и выносящая; *17* — полужабра; *18* — жаберная щель

не связанные с органами выделения. Их огромные мешковидные гонады непосредственно связаны с отдельным половым отверстием особыми короткими и широкими каналами (см. рис. 75; рис. 79), которые сформированы складками брюшины. Вольфов канал служит у костистых рыб лишь мочеточником, а мюллеров канал не развит.

Проблемы *осморегуляции рыб* довольно разнообразны. Тело рыбы находится в самом тесном контакте с окружающей водой, которая либо гипертонична (морская) по отношению к плазме крови и тканевым жидкостям, либо гипотонична (пресная). К тому же хрящевые морские рыбы решают связанные с этим проблемы совершенно иначе, чем большинство костных.

Аммиак — ядовитый продукт азотистого обмена рыбы — выводят через жабры, которые выделяют его в 6 раз более активно, чем почки. Но у морских рыб путём той же диффузии морская вода постоянно отсасывает воду из организма. Акуловые рыбы фактически сняли эту проблему, вторично приобретя высокую концентрацию в крови и тканевых жидкостях мочевины, синтезируемой в печени из аммиака. Мочевина используется для его связывания и обезвреживания у многих наземных позвоночных. У хрящевых рыб благодаря мочевине жидкости тела стали изотоничными или даже слегка гипертоничными по отношению к морской воде. Толерантность к накоплению мочевины очень важна для эмбрионов акуловых рыб, которые развиваются внутри хорошо защищённого яйца или в яйцеводе матери (у катрана и других яйцеживородящих акул). Электролиты же в виде гипертонического раствора эти рыбы экскретируют при помощи своей ректальной железы. Аналогичный способ решения осморегуляторных проблем путём накопления мочевины обнаружен у латимерии (также яйцеживородящей).

У морских рыб из числа костистых плазма крови гипотонична по отношению к воде, и они реально сталкиваются с обезвоживанием организма. Для компенсации потерь они пьют морскую воду, соль же выделяют частично с экскрементами из кишечника, а частично — из крови при помощи так называемых хлоридных клеток (ионоцитов), рассеянных в эпителии жабр. Кроме того, двухвалентные ионы секретируются стенками почечных канальцев из оплетающих их ветвей воротной вены почки. Фильтрация плазмы крови из клубочков для этих рыб не актуальна, в связи с чем почечные тельца у них немногочисленны. В некоторых случаях они полностью отсутствуют, как, например, у морского конька (*Hippocampus*) и морских игл (*Syngnathus*), обладателей бесклубочковой, агломерулярной почки, не имеющей артериального кровоснабжения. Удаление из плазмы избытка минеральных солей через жабры и почечные канальцы осуществляется против градиента концентрации и достаточно дорого стоит в плане энергетических затрат.

Пресноводные рыбы, кровь которых слегка гипертонична, постоянно находятся в условиях дефицита электролитов, перед опасностью переобводнения и должны ей противостоять. У них фильтраторный аппарат почечных телец развит очень сильно, они продуцируют большое количество первичной мочи, а затем в ближайшем отрезке извитого канальца реабсорбируют из неё все ценные вещества, выделяя практически чистую воду. Кроме того, для пополнения запаса электролитов они постоянно вылавливают их из воды при помощи рассеянных на поверхности жабр хлоридных клеток.

Железы внутренней секреции. В ходе полового созревания гонады продуцируют стероидные гормоны, те же, что и у хрящевых рыб и наземных позоночных, — андрогены, прогестерон и эстрогены, которые у многих рыб обусловли-

вают развитие вторичных половых признаков. Однако на проявление полового поведения удаление гонад, как правило, не влияет.

Щитовидная железа не всегда образует компактное тело, нередко она рассеяна отдельными островками вдоль брюшной аорты. Продукты секреции её традиционны — трииодтиронин и тироксин. Деятельность щитовидной железы обусловливает созревание гонад и потому проявляется циклично.

В поджелудочной железе экзокринные и эндокринные части разделены. Причем последние могут встречаться в селезёнке и яичниках, а образующие их железистые клетки способны секретировать как инсулин, так и его антагонист — глюкагон.

Разнообразие, распространение и образ жизни современных рыб

КЛАСС ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ (CHONDRICHTHYES)

Этот класс разделяют на два подкласса: Пластиножаберные (Elasmobranchii) и Химеровые, или Цельноголовые (Holocephali). Современных пластиножаберных ныне относят к отделу Неоселяхии (новые акулы, Neoselachii) с двумя подотделами — Акулы (Selachii) и Скаты (Batoidea).

В современной фауне различают около 940 видов пластиножаберных рыб, из которых чуть более половины составляют скаты. 400 с небольшим видов акул объединяются в два надотряда и девять отрядов.

Размеры акул варьируют в пределах от 30 см до 18 м. Они населяют океанические воды, преимущественно в пределах континентального шельфа, хотя некоторые ведут пелагический образ жизни вплоть до глубин в 3 500 м. Некоторые заходят в пресные воды и поднимаются по рекам, образуя иногда озёрные разновидности (в Никарагуа). Акулы — почти исключительно хищные рыбы, порой узкоспециализированные, о чём свидетельствует форма зубов. Пластинчатые зубы режущего и рвущего типа позволяют нектонным видам акул (сельдевые акулы, большая белая акула, тигровая, мако и др.) отрывать большие куски добычи, тогда как у придонных видов, питающихся обычно ракообразными и моллюсками, зубы похожи на жернова (куньи акулы).

У планктоноядных акул-фильтраторов (китовая, гигантская, большеротая) многочисленные, но мелкие зубы не приспособлены для хватания.

В пределах подотдела акул различают надотряды Галеоморфы (Galeomorphi) и Скваломорфы (Squalomorphi). Одно из отличий первой группы — присутствие анального плавника, которого лишены почти все скваломорфы (куроме плащеносной акулы).

Надотряд Галеоморфы (Galeomorphi)

Отряд Разнозубообразные, или Бычьи акулы (Heterodontiformes)

В этот надотряд входит одно семейство с одним родом *Heterodontus* (бычьи акулы, 8 видов). Это мелкие (около 1 м в длину) придонные формы, питающие-

Рис. 85. Некоторые современные представители класса Хрящевые рыбы:

1 — плащеносная акула *Chlamydoselachus anguineus*; *2* — пепельная семижаберная акула *Heptanchias perlo*; *3* — сельдёвая акула *Lamna nasus*; *4* — гигантская молотоголовая акула *Sphyrna zygaena*; *5* — синяя акула *Prionace glauca*; *6* — длиннокрылая акула *Carcharhinus longimanus*; *7* — морской ангел *Squatina*; *8* — китовая акула *Rhincodon typus*; *9* — пилонос *Pristiophorus*; *10* — шиповатый скат *Raja clavata* (из ромботелых скатов); *11* — скат-хвостокол *Dasyatis*; *12* — скат-бабочка *Gymnura*; *13* — скат-быченос *Rhinoptera bonasus* (из орляковых скатов); *14* — гигантская манта *Manta birostris*; *15* — электрический скат *Torpedo*; *16* — европейская химера *Chimaera monstrosa*

ся преимущественно морскими ежами и моллюсками. Как правило, обладают высокой и широкой головой с тупым рылом. Два спинных плавника вооружены крепкими шипами. Передние зубы мелкие, конические, задние — крупные дробящие, с плоскими коронками (отсюда и название отряда). Распространены в прибрежных водах Индийского и Тихого океанов. Откладывают небольшое число крупных яиц. Наиболее известны австралийская акула-дог (*Heterodontus philippi*) и австралийская бычья акула (*H. portusjacksoni*).

Отряд Ковровые акулы, или Воббегонгообразные (Orectolobiformes)

В этот отряд входят акулы разных размеров, морда напоминает свиное рыло, ноздри с усиками, плавники без колючек. Распространены в прибрежных водах Индийского и Тихого океанов. Отряд включает семь семейств и 32 вида, наиболее известны китовая акула (*Rhincodon typus*, рис. 85, *8*), акула-нянька (*Ginglymostoma cirratum*) и ковровые акулы — собственно акулы-воббегонги (*Orectolobus*), мелкие (около 1 м длиной) придонные виды, питающиеся ракообразными и моллюсками. Имеют на голове маскирующие кожные выросты. Акула-нянька крупнее (до 4 м при массе около 200 кг) и бывает опасна для ныряльщиков, особенно у берегов Бразилии и США. Планктоноядная китовая акула — вероятно, самая крупная рыба, до 18 м в длину.

Отряд Ламнообразные акулы (Lamniformes)

У этих акул пять жаберных щелей и два спинных плавника без шипов, среди них есть весьма крупные. В отряд объединены семь семейств и 15 видов. Песчаные акулы (*Odontaspis*, 2 вида), обладатели кинжалоподобных зубов, питаются моллюсками, ракообразными и мелкой рыбой, на человека нападают редко. Держатся на небольших глубинах тропических морей. Яйцеживородящи. Обычно в матке развиваются только два эмбриона, которые питаются другими поступающими туда яйцами (оофагия). Акула-домовой (*Mitsukurina owstoni*; до 3,8 м длиной) отличается длинным выростом над глазами в виде козырька и выдвижными челюстями.

К отряду причисляют два вида планктонофагов — гигантскую (*Cetorhinus maximus*; до 15 м) и большеротую акул (*Megachasma pelagios*), которые отцеживают криль и мелкую рыбу сидящими на жаберных дугах густыми гребёнками длинных (до 15 см) плоских дентиновых пластинок (видоизменённых зубов).

Крупная сельдёвая акула (*Lamna nasus*, рис. 85, *3*), обычная у северо-западных берегов Европы, наносит значительный вред рыболовству, объедая рыбу в сетях.

Наиболее известна среди представителей отряда Белая акула (*Carcharodon carcharias*) как особо опасная для человека. На самом деле молодые особи белой акулы питаются исключительно рыбой, а любимой добычей взрослых особей (до 8 м в длину) служат ластоногие млекопитающие и морские птицы. По-видимому, у белых акул имеет место яйцеживорождение с явлениями оофагии, как и у некоторых других представителей отряда.

Из других видов этого отряда для человека опасна распространённая в тропических водах акула-мако (*Isurus oxyrhynchus*; до 4 м).

Отряд Кархаринообразные (Carcharhiniformes)

Это самый большой отряд, включающий восемь семейств и 224 вида акул (56 % общего числа). Крупные представители, как гигантская молотоголовая акула (*Sphyrna zygaena*, рис. 85, *4*), синяя (*Prionace glauca*, рис. 85, *5*), длиннокрылая (*Carcharhinus longimanus*, рис. 85, *6*), способны нападать на человека. Кошачьи акулы (род *Scyliorhinus*) невелики, питаются рыбой и морскими беспозвоночными.

Надотряд Скваломорфы (Squalomorphi)

Отряд Шестижаберникообразные (Hexanchiformes)

Наиболее примитивные представители надотряда, обладатели 6—7 жаберных щелей и единственного спинного плавника. Известны пять видов двух семейств — плащеносных и многожаберных акул, распространённых всесветно, но тяготеющих к тропическим и субтропическим регионам. Плащеносная акула (*Chlamydoselachus anguineus*, рис. 85, *1*) обладает шестью парами жаберных щелей, из которых первая пара почти смыкается на горле. Жаберные перегородки здесь не соединены между собой, и их свободные фестончатые края дали повод назвать акулу плащеносной. Парабранхиальные полости у неё отсутствуют. Хвост у плащеносной акулы не выглядит гетероцеркальным: В основе своеобразного хвостового плавника лежит прямолинейный хвостовой стебель, несущий кожную лопасть только снизу. Взрослые особи не превышают 2 м в длину. Обитают на средних и больших глубинах, питаясь преимущественно кальмарами. Яйцеживородящи. Около десятка детёнышей рождаются при длине тела около 0,5 м.

У пепельной семижаберной акулы (*Heptranchias perlo*, рис. 85, *2*) из атлантической популяции длина тела до 2 м, родственный тихоокеанский вид вдвое крупнее. Акулята вылупляются и растут на мелководьях, достигнув размеров взрослых особей, уходят на глубину.

Наиболее крупная из многожаберных акул — серая шестижаберная акула (*Hexanchus griseus*), медлительная глубоководная форма до 8 м длины и до 800 кг массы. Обитает в тёплых водах, питается рыбой. Самка рождает до сотни детёнышей, которые затем очень быстро растут.

Отряд Катранообразные, или Колючие акулы (Squaliformes)

Всесветно распространённые акулы, шесть семейств и около 100 видов, размеры — от 25—30 см до 6 м. Два спинных плавника (шипы — не у всех), анальный отсутствует. Тяготеют к прибрежным водам, хотя могут обитать и до глубин свыше 3 500 м.

Отряд Скватинообразные, или Морские ангелы (Squatiniformes)

Один род *Squatina* (рис. 85, *7*) с 15 видами. Это придонные акулы длиной 1—2 м с уплощенным, как у скатов, телом, но с почти конечным ртом; жаберные щели открываются по бокам головы. Держатся на континентальном шельфе в водах морей умеренного и тропического пояса.

Отряд Пилоносообразные акулы (Pristiophoriformes)

Уплощенные придонные формы с плоским вытянутым рылом, усаженным по краям коническими зубами неодинаковой величины, у основания находится пара длинных усиков. У рода *Pliotrema* шесть пар жаберных щелей, у *Pristiophorus* (рис. 85, *9*) — пять пар. Распространены в западной части Тихого океана, длина тела — до 1,5 м.

Вопреки распространенному убеждению, далеко не все акуловые рыбы нападают на человека. Действительно опасными могут считаться лишь около 20 видов, прежде всего, белая, голубая, тигровая и длиннокрылая акулы. Впрочем, нападения на человека случаются достаточно редко даже при высокой численности крупных акул. По данным Морской службы США, в период с 1941 по 1973 г. было зафиксировано 1 100 нападений, главным образом на подводных охотников и ныряльщиков. Единственным эффективным средством защиты оказалось ограждение из металлической сетки.

Вместе с тем акуловые рыбы — промысловая группа, из которой на мировые рынки ещё недавно поступало до 5 млн особей в год с общей массой около 450 000 т. Притом огромное количество акул не попадает в учёты, когда на рынки поставляются лишь плавники этих рыб, пользующиеся особым спросом в странах Юго-Восточной Азии. В последние годы разрабатываются меры по ограничению такого рода промысла и запрету всех разновидностей сетевого лова акул.

Подотдел Скаты (Batoidea)

Этот таксон объединяет пластиножаберных рыб с уплощенным телом, у которых жаберные щели открываются на брюшной стороне, грудной плавник сильно расширен и прикреплён передним краем к голове, а его пояс соединён с осевым скелетом. Глаза и брызгальца расположены на спинной стороне, спинные плавники невелики или отсутствуют.

Ныне различают четыре отряда, 17 семейств и свыше 530 видов скатов.

Отряд Электрические скаты (Torpediniformes)

Этим скатам присущи мощные электрические органы, которые развиваются из жаберных мышц и занимают значительный объём. Электрическими разрядами, достигающими напряжения 200 В, скаты не только пользуются для обороны, но и глушат добычу — различных беспозвоночных и рыб. Различают около 60 видов электрических скатов, сгруппированных в два семейства. У всех сравнительно

хорошо развиты два спинных плавника и хвостовая лопасть. Многочисленные мелкие зубы, голая кожа. У многих редуцированы глаза. Держатся у дна на мелководьях и на больших глубинах в морях тёплой и умеренной зон. Яйцеживородящи. Могут достигать почти 2 м при массе до 100 кг. Разряды крупных скатов опасны для человека. Неслучайно наиболее обширный род называется *Torpedo* (рис. 85, *15*), что означает «ступор», «паралич».

Отряд Пилорылообразные (Pristiformes)

Включает семь видов двух родов; виды рода *Pristis*, внешне похожих на пилоносую акулу. Однако жаберные отверстия на брюшной стороне, ростральная «пила» несёт зубы одинаковой величины. Пилорылые скаты крупнее акул, известны экземпляры, в длину достигающие до 6 м, для человека они безопасны. Держатся в прибрежных водах тропических морей, иногда поднимаясь вверх по рекам (Миссисипи в США, Ганг в Индии) на сотни километров. При помощи своей «пилы» роются в придонном иле или боковыми ударами глушат мелкую рыбу. Яйцеживородящи. Промышляются ради мяса, шкуры, плавников и жира печени.

Отряд Ромботелые, или Собственно скаты (Rajiformes)

В настоящее время в отряде четыре семейства и более 280 видов. Среди них около полусотни видов рохлевых скатов, промежуточных по форме тела между акулами и скатами (напоминают морских ангелов). Тело сужается к хвосту постепенно, хорошо развиты как спинные плавники, так и хвостовая лопасть; используется типичное ундуляционное плавание — за счёт боковых изгибов хвоста. Но грудные плавники заметно расширены и плавно переходят в туловище. Эти виды яйцеживородящи. Сейчас они распределены по трём семействам — Собственно рохлевые скаты (Rhinidae; один вид), Акулохвостые скаты (Rhynchobatidae; четыре вида) и Гитарниковые (Rhinobatidae; 42 вида). Населяют прибрежные мелководья тропических и субтропических морей, питаясь моллюсками и морскими ежами. Большинство не превышает в длину 2 м, только *Rhynchobatus dijddensis* достигает 3 м и массы 200 кг. Рохлевые скаты медлительны и совершенно безопасны для человека.

Семейство Ромбовые скаты (Rajidae) включает около 240 видов, в том числе шиповатого ската (*Raja clavata*, рис. 85, *10*). Хвост тонкий и длинный, как правило, два спинных плавника сильно редуцированы. Большинство видов не превышает 50 см в поперечнике, но гладкий скат (*Raja batis*) — до 2,5 м. Держатся у дна на небольших глубинах, питаясь червями, моллюсками, иглокожими и рыбой. Размножаются откладкой яиц. В европейских водах интенсивно промышляются придонным тралением.

Отряд Хвостоколообразные (Myliobatiformes)

В отряде различают 10 семейств и более 180 видов. Известные представители — морской кот *Dasyatis pastinaca* (рис. 85, *11*) и скат-бабочка *Gymnura* (рис. 85, *12*), обладатели многочисленных мелких зубов с острыми вершинами и ядовитого

хвостового шипа. Обитают в тропических водах. Размеры могут превышать 2 м, хвостовая игла — более 40 см. Некоторые виды поднимаются по рекам и задерживаются в пресных водах. В питании преобладают ракообразные и моллюски. Хвостоколы имеют некоторые черты живорождения, поскольку эмбрионы, помимо желтка, получают дополнительное питание через брызгальца по особым трубочкам. Мясо хвостоколов употребляется в пищу, из хвостовой иглы делают наконечники для копий. Укол иглы крупных скатов по-настоящему опасен.

У орляковых скатов (сем. Myliobatidae) длинный тонкий хвост может нести несколько игл. Грудные плавники у этих скатов, например у ската-быченоса *Rhinoptera bonasus* (рис. 85, *13*), сужены, к концам похожи на крылья, которыми скат совершает плавные взмахи. Орляки могут выскакивать из воды и удлинять прыжок за счёт «машущего полета». Перетирают добычу — моллюсков, червей, осьминогов и ракообразных — крупными зубами с уплощенными коронками. Могут достигать 5 м в длину и массы до 400 кг. Эмбрионы, как и у хвостоколов, получают дополнительное питание через брызгальца. Распространены в прибрежной зоне всех тропических морей. Существенного промыслового значения не имеют.

Орлякам родственны рогачёвые, или мантовые, скаты (подсем. Mobulinae). Грудные плавники у них тоже сужены, спереди не доходят до глаз. Рот конечный, широкий, с несколькими рядами мелких зубов. По бокам ротового отверстия вперёд направлены узкие лопасти — «рога», обособившиеся от грудных плавников. В большинстве это пелагические рыбы, кормящиеся планктоном и другой мелкой добычей. Наиболее крупные, например, *Manta birostris* (рис. 85, *14*) могут достигать 6 м в поперечнике при массе почти до 1,4 т. Яйцеживородящие. Некоторые вооружены хвостовой иглой.

ПОДКЛАСС ХИМЕРЫ, ИЛИ ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ (HOLOCEPHALI)

Химеры напоминают акуловых рыб — как внешне, так и некоторыми анатомическими признаками (хрящевой скелет, губные хрящи, копулятивные органы у самцов, крупные яйца в роговых оболочках, остатки плакоидных чешуй у вымерших форм и т.д.). Вместе с тем химеровые обладают аутостильным черепом (нёбноквадратный хрящ слит с черепной коробкой), особыми зубными пластинками на челюстях, хордой без тел позвонков, у них нет брызгальца, рёбер и клоаки (отдельные анальное и мочеполовое отверстия), всего четыре жаберные дуги под кожистой жаберной крышкой. Встречаются в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах, где обитают на глубинах до 2 500 м. Питаются панцирными придонными беспозвоночными, раздавливая их зубными пластинками. Откладывают 20—50 крупных (до 40 см) яиц. Инкубация продолжается до одного года. По западному побережью Северной и Южной Америки, а также в Японии, Китае и Новой Зеландии химер употребляют в пищу.

Химерообразные (Chimaeriformes), единственный отряд цельноголовых, включает три семейства и 33 вида. У семейства химеровых (Chimaeridae) имеется короткий мягкий рострум, крупные глаза и три зубные пластинки. Шип перед первым спинным плавником покрыт ядовитой слизью. Наиболее известна европейская химера (*Chimaera monstrosa*, рис. 85, *16*), обитающая на глубинах 250—500 м в

умеренной зоне Восточной Атлантики от Северного моря до Южной Африки. Достигает 1,5 м в длину. Откладывает несколько десятков крупных (до 18 см) удлинённых яиц.

У хоботнорылой химеры (*Callorhynchus*) из семейства Callorhynchidae мягкий рострум загнут вниз и заканчивается поперечным плоским выростом. Обитает в умеренных и холодных водах Южного полушария на небольших глубинах (10—50 м), иногда заходит в устья рек. Может достигать массы 10 кг при длине 1 м. Откладывает небольшое число яиц до 40 см в длину. Промышляется в окрестностях Новой Зеландии для употребления в пищу.

КЛАСС КОСТНЫЕ РЫБЫ (OSTEICHTHYES)

ПОДКЛАСС ЛОПАСТЕПЁРЫЕ (SARCOPTERYGII)

Лопастепёрые рыбы были многочисленны и широко распространены в палеозое. В парных плавниках у относительно примитивных представителей хорошо развита мясистая лопасть с расчленённым внутренним скелетом и сложной мускулатурой (отсюда и название — мясистолопастные). С самого начала представители этого подкласса распадались на две группы — Кистепёрые (Crossopterygii) и Двоякодышащие (Dipnoi).

К первой группе относятся морские кистепёрые рыбы из группы целакантов (Coelacanthini s. Actinistia), известные в настоящее время по двум видам — *Latimeria chalumnae* и *L. menadoensis*; ко второй — три рода из пресных вод Южной Америки, Африки и Австралии.

КИСТЕПЁРЫЕ РЫБЫ (CROSSOPTERYGII)

Сохранившаяся до современности кистепёрая рыба *Latimeria* (рис. 86, *1*; рис. 87) впервые попала в поле зрения ученых в 1938 г. и вызвала огромный интерес, поскольку считалось, что все кистепёрые вымерли ещё в позднемеловое время. Рыба была выловлена у восточных берегов Южной Африки. Последующие же экземпляры (более шестидесяти) добывались в Мозамбикском проливе в окрестностях Коморских островов. Но, как оказалось, такая локализация места добычи крупной рыбы определяется не только особенностями её распространения, важна и редкая техника лова — отвесное ужение с большой глубины (до 400 м), на которой как раз и держится латимерия. Действительно, с 1998 г. известен и другой вид латимерии (*L. menadoensis*) из района индонезийского о-ва Сулавеси.

Латимерия принадлежит к группе позднедевонских кистепёрых, которые рано перешли из пресных вод в море, став его полуглубоководными обитателями. В отличие от кистепёрых рыб другой группы (Rhipidistia) латимерия лишена хоан и верхнечелюстных костей, а механика челюстного аппарата, связанная с ***внутричерепным кинетизмом*** кистепёрых (взаимной подвижностью половинок расчленённой мозговой капсулы), выглядит иначе, чем у рипидистий. Лёгкое превратилось в гладкостенный плавательный пузырь, заполненный жироподобным

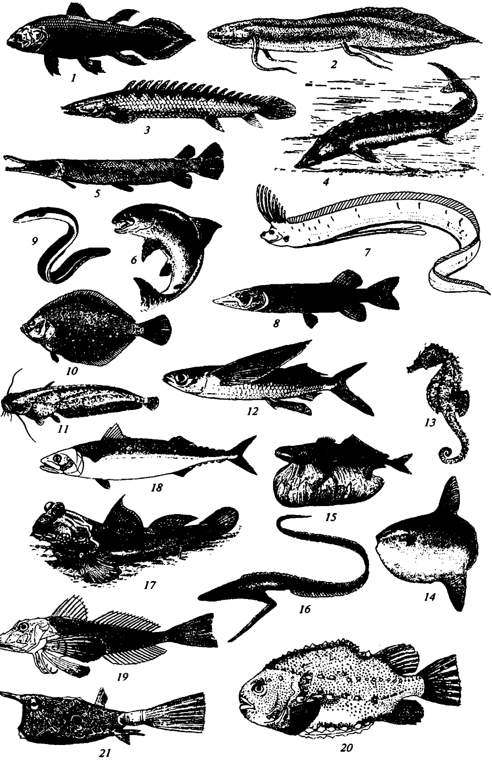

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21

Рис. 86. Некоторые современные представители класса Костные рыбы:

1 — латимерия, *Latimeria chalumnae*; *2* — африканская двоякодышащая рыба *Protopterus*; *3* — многопёр *Polypterus*; *4* — русский осетр *Acipenser güldenstädti*; *5* — панцирная щука *Lepisosteus tristoechus*; *6* — лосось *Salmo salar*; *7* — сельдяной король *Regalecus glesne*; *8* — щука *Esox lucius*; *9* — европейский угорь *Anguilla anguilla*; *10* — камбала *Pleuronectes platessa*; *11* — сом европейский *Silurus glanis*; *12* — летучая рыба *Exocoetus*; *13* — морской конёк *Hippocampus*; *14* — луна-рыба *Mola mola*; *15* — глубоководная рыба хиазмодон *Chiasmodon niger*; *16* — большерот *Eurypharynx pelecanoides*; *17* — илистый прыгун *Periophthalmus*; *18* — скумбрия *Scomber scombrus*; *19* — тригла *Trigla lucerna*; *20* — пинагор *Cyclopterus lumpus* ; *21* — кузовок *Ostracion quadricornis*

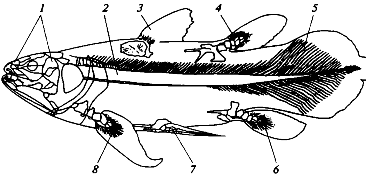


Рис. 87. Скелет современной кистеперой рыбы латимерии (*Latimeria*) из целакантов (Coelacanthini):

1 — покровные кости черепа; *2* — хорда; *3* — передний спинной плавник; *4* — задний спинной плавник; *5* — дифицеркальный хвостовой плавник; *6* — анальный плавник; *7* — брюшные плавники; *8* — грудной плавник

материалом. Детёныши развиваются в утробе матери из огромных яиц, размером в апельсин. Из-за высокой степени специализации латимерия не представляет интереса для решения проблемы происхождения наземных позвоночных.

ДВОЯКОДЫШАЩИЕ РЫБЫ (DIPNOI)

Двоякодышащие резко отличаются от кистепёрых набором древних признаков. Их верхняя челюсть непосредственно прикрепляется к черепу (аутостилически), а сам череп представлен единым хрящевым монолитом. Нет вторичной верхней челюсти и зубной кости, вместо верхних зубов — две пары укреплённых особо прочным петродентином широких пластин с радиально расположенными гребнями. Они сидят на сошниках и нёбных костях; на нижней челюсти — одна пара более узких пластин. Этот аппарат сформировался для питания водными растениями и живущими на них моллюсками и ракообразными. Так кормится современный рогозуб — австралийский *Neoceratodus*, африканский *Protopterus* и южно-американский *Lepidosiren* — хищники, питающиеся рыбами и моллюсками. Осевой скелет у всех представлен хордой, позвонки без тел — только дуги. Парные конечности исходно были ланцетовидными, со скелетом из хрящевых элементов — членистого стержня и перисто-расположенных радиалий. Таков

бисериальный архиптеригий («двухрядный древний плавник»), присущий ныне австралийскому рогозубу; у двух других родов парные плавники жгутовидны, без радиалий.

Довольно крупный рогозуб населяет две небольшие реки на юго-востоке Австралии, которые в сухой сезон сильно мелеют и превращаются в цепочку непроточных водоёмов с застойной водой. Тогда рогозуб начинает всплывать к поверхности воды и захватывать воздух. Его лёгкое снабжается кровью от последней жаберной дуги. Воздух нагнетается в лёгкое из ротовой полости за счёт подъёма её дна (гулярное дыхания), выдох пассивен. Довольно мускулистые парные конечности рогозуба позволяют ему перемещаться по дну «четвероногим» способом, но на сушу он не выходит.

Протоптер (*Protopterus*) обитает в крупных озёрах и в реках Западной Африки, в том числе пересыхающих. Эта довольно крупная рыба (рис. 86, *2*) может выживать и в реках, которые остаются без воды до полугода. Даже обитая в воде, протоптер до 98 % необходимого ему кислорода получает за счёт лёгочного дыхания, всплывая, чтобы сделать вдох, каждые 3 — 10 мин. Поэтому неудивительно, что его вторая и третья приносящие жаберные артерии не распадаются на капилляры и не участвуют в газообмене (см. рис. 84). Лёгочная вена замыкает малый круг кровообращения, возвращая кровь в слегка обособленную левую часть венозной пазухи. Предсердие разделено на две части неполной перегородкой, которая через атриовентрикулярное отверстие выдвинута в желудочек, частично разделяя и его на две половины. Таким путём достигается существенное отделение лёгочного кровотока от системного.

Впадая в летнюю спячку, протоптер зарывается в придонный ил и образует вокруг себя слизевую капсулу, непроницаемую для воды, но отчасти пористую, что позволяет рыбе дышать через неё на протяжении 4 — 6 месяцев. В период спячки дыхательные движения рыбы очень редки, как и сердечный ритм, общий уровень обмена веществ снижается до 10 — 15 % от исходного. Основным энергетическим ресурсом в это время является мышечный белок, а основным азотистым метаболитом становится мочевина (а не аммиак, как в активный сезон). Общие потери массы тела достигают 27 % от исходной, вероятно, в основном из-за высыхания.

Южно-американская двоякодышащая рыба *Lepidosiren* живёт в Парагвае и на севере Аргентины, в пересыхающих водоёмах заболоченной области Гран Чако. Подобно протоптеру, лепидосирен впадает в летнюю спячку, зарываясь для этого в придонный грунт до водоупорного глинистого горизонта, слизевого кокона не образует.

В сезон размножения лепидосирен роет для икры L-образные норы, тогда как протоптер — U-образные, в которые они откладывают икру (6 — 7 мм в диаметре). Самцы обоих видов охраняют кладку в норе, прогоняя через неё воду движениями плавников и тела. Личинки дышат наружными жабрами и до развития лёгких остаются в гнезде.

ПОДКЛАСС ЛУЧЕПЁРЫЕ РЫБЫ (ACTINOPTERYGII)

Этот подкласс объединяет более 27 000 видов, т. е. свыше 96 % от всего существующего видового разнообразия рыб. Практически для всех лучепёрых характерны парные плавники с широким основанием, в которых ярко доми-

нирует кожная лопасть, укреплённая костными лучами — лепидотрихиями, а редуцированная мясистая лопасть содержит немногие элементы из хряща или замещающей кости. Только у многопёровых в связи с хорошим развитием мясистой лопасти (с хрящевым и костным скелетом) парные плавники обладают узким основанием. Выводные протоки кишечника, половой и выделительной систем открываются раздельно, клоаки нет. Конечный мозг большинства лучепёрых относится к эвертированному типу (см. с. 133). Подкласс Лучепёрые известен с девона (отдельные чешуи — с силура) и поначалу был представлен разнообразными формами довольно архаичных рыб с ганоидной чешуёй, объединяемых в отряд Палеонискообразные (Palaeonisciformes). Он просуществовал в течение палеозоя и до начала мелового периода. К настоящему времени сохранилось лишь около полусотни видов сравнительно слабо продвинутых потомков этой группы, объединяемых с палеонискообразными в инфракласс Костнохрящевые (Chondrostei).

Современные формы естественным образом распределяются в два отряда — Многопёрообразные и Осетрообразные. Остальные же лучепёрые рыбы включены в чрезвычайно обширное и многообразное объединение — инфракласс Новопёрые (Neopterygii).

Отряд Многопёрообразные (Polypteriformes, s. Brachiopterygii)

По своему своеобразию и наличию ряда архаичных черт Многопёрообразные (около 10 видов) напоминают древних палеонисков. Их тело покрыто ганоидной чешуёй (см. рис. 81, *А*). Мозаика покровных окостенений головы необычной для других костных рыб конфигурации, в жаберной крышке лишь три костных элемента. На нижней стороне головы присутствует пара гулярных пластинок. Брызгальца с клапанами. Костные амфицельные позвонки. Внешне равнолопастный хвостовой плавник (см. рис. 86, *3*) сохраняет более явственные следы гетероцеркальности, чем у костистых рыб. Спинной плавник заменён длинным рядом одинаковых мелких плавничков (до двух десятков, что и дало название группе), каждый из которых представлен костным лучом с небольшой мягкой лопастью на задней стороне. При согласованных поперечных движениях (с небольшим сдвигом по фазе) они успешно действуют в качестве сплошной ундулирующей каймы, компенсируя негибкость тела, «скованного» панцирем из ганоидных чешуй. Грудные плавники имеют мясистое основание, как у лопастепёрых рыб, но иной скелет. Брюшные плавники имеют более типичное для лучепёрых рыб строение. Артериальный конус сердца с несколькими рядами клапанов. Асимметричный плавательный пузырь раздвоен (рис. 88, *7*, *16*). Фактически это лёгкое, открывающееся в пищевод с брюшной стороны широким отверстием. Его внутренняя поверхность ячеиста, а снаружи он покрыт тонким слоем мускульных волокон, который в комбинации с панцирем обеспечивает активное лёгочное дыхание. Сокращаясь, он частично выжимает воздух из лёгких, а панцирь упруго сжимается и после расслабления мышц втягивает новую порцию воздуха. Как оказалось, без доступа к атмосферному воздуху многопёр погибает уже через 40 мин, но вне воды не может прожить более 3—4 ч. В кишечнике сохраняется спиральный клапан (см. рис. 88, *18*). Максимальная длина тела — 70—80 см.

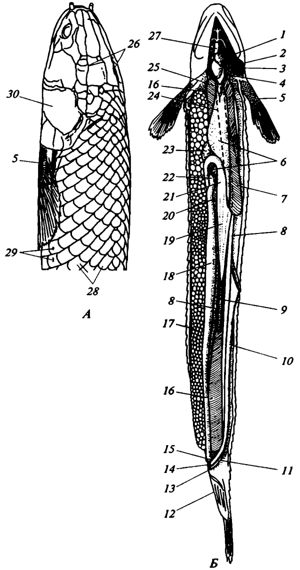


Рис. 88. Строение тела многопёра (*Polypterus*):

А — передний отдел тела, вид вполоборота сбоку и сверху; *Б* — внутренние органы самки; левый яичник удален, вид с брюха: *1* — предсердие; *2* — желудочек сердца; *3* — жабры; *4* — легочная артерия; *5* — мясистая лопасть грудного плавника; *6* — печень; *7* — левое лёгкое; *8* — почка; *9* — селезёнка; *10* — яйцевод; *11* — мочеточник (вольфов канал); *12* — анальный плавник; *13* — мочевое отверстие; *14* — половое отверстие; *15* — анальное отверстие; *16* — правое лёгкое; *17* — яичник; *18* — участок кишки, вмещающий спиральный клапан; *19* — кардиальный отдел желудка; *20* — поджелудочная железа; *21* — пилорический отдел желудка; *22* — зачаточный пилорический вырост; *23* — жёлчный пузырь; *24* — контур пищевода (пунктирная линия); *25* — конечный участок печёночной вены; *26* — щелевидные брызгальца; *27* — артериальный конус; *28* — ганоидные чешуи; *29* — отверстия канала боковой линии; *30* — жаберная крышка

Многопёры (*Polypterus*) населяют крупные реки экваториальной Африки (Нил, Конго, Нигер и др.), питаясь мелкой рыбой, амфибиями и беспозвоночными. Размножаются в начале влажного сезона. Развитие с метаморфозом. Личинка несёт одну пару наружных перистых жабр.

Отряд Осетрообразные (Acipenseriformes)

Осетрообразные обособились от эволюционного ствола палеонисков ещё в конце палеозоя. Они отличаются существенной редукцией костной ткани во внутреннем скелете, наличием нижнего выдвижного рта, хорошо развитого рострума и гетероцеркального хвостового плавника. У большинства представителей вдоль тела тянутся пять рядов особых крупных костных чешуй («жучек»). Осетрообразным присущи архаичные черты, такие как брызгальце, артериальный конус в сердце, спиральный клапан в кишечнике. Но присутствует и плавательный пузырь, открывающийся в пищевод. Распространены только в Северном полушарии. В отряде различают около 30 видов и два семейства — Осетровые (Acipenseridae) и Веслоносовые (Polyodontidae).

Осетровые населяют преимущественно водоёмы умеренного пояса Северной Америки и Евразии, образуя проходные, полупроходные и пресноводные формы. Проходные формы обитают в морях, омывающих побережья Европы, Сибири и Дальнего Востока. На нерест они поднимаются во впадающие в эти моря реки. Почти все виды этой группы сравнительно немногочисленны и добываются в небольшом количестве. Таков, например, атлантический осётр (*Acipenser sturio*), некогда имевший огромный ареал, к середине XX в. был практически полностью истреблён и сейчас сохранился лишь в небольшом количестве.

В крупных сибирских реках обитает полупроходной сибирский осётр (*A. baeri*), местами достигающий массы 200 кг. Отдельная байкальская популяция этого вида обитает в прибрежных водах озера, поднимаясь на нерест в реки Селенгу и Баргузин.

Наибольшим видовым разнообразием и хозяйственным значением обладают осетрообразные из бассейнов Азовского, Чёрного и Каспийского морей, прежде всего, русский осетр (*A. güldenstädti*; см. рис. 86, *4*), представленный как проходными формами, так и небольшими оседлыми популяциями, приуроченными к среднему течению Волги и Урала.

В реки Черноморского, Азовского и Каспийского бассейнов заходит и крупнейшая пресноводная рыба мира — белуга (*Huso huso*), ещё в начале XX в. превышавшая 6 м в длину и массой 1 т. В недавнее время средняя масса поднимавшихся по Волге на нерест самок белуги достигала 125 кг, а самцов — 70 кг. У родственной белуге дальневосточная калуги (*Huso dauricus*), обитающей в бассейне Амура, длина тела может достигать 3,5 м при массе 380 кг. Длина тела нашего мелкого, сугубо пресноводного вида — стерляди (*A. ruthenus*) — редко превышает 60 см, а масса — 2 кг. Стерлядь встречается не только в реках Восточной Европы, но также в Оби, Иртыше и Енисее.

Все осетровые ведут придонный образ жизни и питаются бентосными беспозвоночными. Добычу разыскивают главным образом с помощью четырех осязательных усиков, свисающих с нижней поверхности рыла — перед ротовой щелью. Самые крупные виды — белуга и калуга — настоящие хищники, питаю-

щиеся рыбой. Как и виды рода *Acipenser*, это исключительно ценные породы рыб, источники деликатесных пищевых продуктов. Это послужило причиной слишком интенсивного промысла многих видов, которых спасают от полного истребления только энергичные усилия по искусственному разведению на рыбозаводах. Особенно перспективны для искусственного разведения гибридные формы, которые могут утратить свои проходные свойства.

Семейство Веслоносовые (Polyodontidae) представлено всего двумя видами — Веслоносы и Псефуры, которые отличаются от осетровых отсутствием на теле костных жучек и длинным сплющенным горизонтально рылом в форме весла с двумя усиками на его нижней стороне. Веслонос (*Polyodon spathula*), обитающий в бассейне р. Миссисипи, может достигать 2 м в длину и массы более 70 кг. Питается он исключительно планктоном, плавая с широко открытым ртом. Второй представитель семейства — псефур (*Psephurus gladius*) — до 7 м в длину, обитает в средней части реки Янцзы в Китае. Питается рыбой. Очень редок. Биология не изучена.

ИНФРАКЛАСС НОВОПЁРЫЕ РЫБЫ (NEOPTERYGII)

Систематика неоптеригий, превосходящих числом видов все остальные группы позвоночных вместе взятые, весьма запутанна из-за большого количества относительно самостоятельных эволюционных ветвей с неясными родственными связями. Почти все они включены в отдел Костистые (Teleostei), за исключением нескольких видов, которые считаются более примитивными. Прежде их помещали в почти полностью вымерший надотряд Костные ганоиды (Holostei). До нашего времени в пресных водоёмах Западного полушария сохранились представители двух отрядов — Амиеобразные и Панцирникообразные.

Более примитивными считаются представители отряда Панцирникообразные (Lepisosteiformes, см. рис. 86, *5*), получивших своё название из-за покрывающей их тело ганоидной чешуи (см. рис. 81, *А*). Тело у всех панцирников длинное, прогонистое. Спинной и анальный плавники сдвинуты назад, к хвосту. Вытянутые челюсти несут многочисленные острые зубы. Челюстной сустав располагается перед глазом. Ноздри открываются на самом конце морды. Тела позвонков непосредственно сочленены между собой суставами, без участия хорды. Это опистоцельные позвонки (задневогнутые), единственный пример такого рода среди рыб. В кишечнике сохраняются рудименты спирального клапана. Артериальный конус снабжён несколькими рядами клапанов. Ячеистый плавательный пузырь открывается в пищевод на спинной стороне.

Панцирники обитают в реках и озерах Северной Америки. Весной откладывают икру на мелких, хорошо прогреваемых местах. Вылупившиеся личинки обладают органами прилипания и остаются на месте выклева, пока не израсходуют запас питательных веществ в желточном мешке. После этого переходят на питание сначала мелкими ракообразными и личинками насекомых, а затем и рыбой. Взрослые особи — все активные ихтиофаги, хищники-засадчики.

Наибольшей известностью из 6—7 видов панцирников пользуется панцирная щука (*Lepisosteus osseus*), населяющая реки и озёра США. Может достигать 1,5 м в длину. Употребляется в пищу местным населением.

Единственный представитель отряда Амиеобразные (Amiiformes) — ильная рыба, или амия (*Amia calva*) — в своём современном состоянии утратила боль-

шинство архаичных признаков. Чешуя лишена ганоина и похожа на циклоидную чешую костистых рыб. Хвостовой плавник отчётливо гомоцеркален. Из примитивных признаков назовём гулярную пластинку — снизу между ветвями нижней челюсти, слабо выраженный спиральный клапан в кишечнике. Ячеистый плавательный пузырь открывается в пищевод со спинной стороны и может служить для воздушного дыхания. Самец меньше самки (длина его тела 50 см против 70 см) и имеет яркую зелёную окраску, тогда как самка окрашена в красно-коричневые тона. Во время нереста поздней весной на хорошо прогреваемых мелководьях самцы строят из водорослей плоские гнёзда диаметром около полуметра. Амия потребляет рыбу и беспозвоночных, причём подрывает их ресурс и потому слывёт вредной рыбой.

ОТДЕЛ КОСТИСТЫЕ РЫБЫ (TELEOSTEI)

Объединяет приблизительно 26 840 современных видов (по данным J. S. Nelson, 2006, это примерно 96 % всех современных видов рыб), 40 отрядов, 448 семейств 4 278 родов.

Эволюционно костистые рыбы сформировались в поздней юре на основе организации костных ганоидов (поздних костнохрящевых). Среди характерных признаков почти полностью костный скелет (добавились верхнезатылочная кость и ещё несколько костей мозгового черепа); гомоцеркальный хвост, за редкими исключениями (у трескообразных — дифицеркальный, т. е. внутренне симметричный), чешуи костные циклоидного или ктеноидного типа (у многих рыб кожа голая), спиральный клапан в кишечнике отсутствует; половые протоки не гомологичны вольфову и мюллерову каналам; плавательный пузырь может быть соединён каналом с пищеводом (у примитивных форм). Развивающиеся на пятой жаберной дуге глоточные зубы расширяют пищевые адаптации костистых рыб.

Практически все современные представители отдела известны, по крайней мере, с конца палеоген-неогена (третичного периода).

Размеры современных костистых рыб варьируют от 10 мм (бычки) до более чем 10 м (сельдяные короли; см. рис. 86, 7), а масса — от нескольких граммов до тонны. Некоторые виды костистых рыб встречаются в верхних каскадах рек на высотах до 5 200 м над уровнем моря (Тибет), есть и обитатели океанских глубин, превышающих 8 000 м. Некоторые живут в горячих источниках при температуре 44 °С, другие же способны выдерживать охлаждение до −2 °С. Их можно встретить в озёрах с солёностью воды втрое выше, чем у морской, в лишённой кислорода воде заболоченных водоёмов, в подземных озёрах и даже на суше (илистый прыгун, цейлонский окунь, речной угорь, некоторые сомовые).

Подотдел Остеоглоссоморфы (Osteoglossomorpha)

Небольшая и относительно архаичная группа пресноводных тропических рыб, отчасти сходная с костными ганоидами. У некоторых видов слабоячеистый и усиленно кровоснабжаемый плавательный пузырь, возможно, пригоден в качестве добавочного органа дыхания. Известны адапации к заботе о потомстве вплоть до вынашивания икры во рту.

Отряд Аравanoобразные (Osteoglossiformes)

Зубы на парасфеноиде и костях подъязычной дуги позволяют выполнять режущий укус, зубами вооружены также задняя и наружная крыловидные кости. Около десятка видов, населяющих заросшие водоёмы тропической зоны. В водах Бразилии встречается арапаима *Arapaima gigas* длиной до 2,5 м, одна из крупнейших пресноводных костистых рыб.

К этому же отряду относят клюворылов, или слонорылов (Mormyridae, примерно 200 видов), обитателей Нила и многих рек тропической Африки. Для них характерны вытянутые в виде хобота и слегка отогнутые вниз челюсти разнообразного строения. Наиболее интересна их способность использовать слабое электрическое поле (генераторы расположены в хвоте) для ориентации в мутной воде, ночью, а также для коммуникации. В связи с этим чрезвычайно увеличены мозжечок и общая доля мозга в массе тела (более 12 %, как у человека). Максимальная длина тела 1 — 1,5 м.

Представители некоторых родов нередко достигают одного метра длины, но есть указания о встречах рыб длиной 1,5 м. Крупные виды имеют местное промысловое значение.

Подотдел Элопоморфы (Elopomorpha)

Для представителей этой группы костистых рыб характерна своеобразная по форме тела личинка лептоцефал («узкоголов»). Она обладает несоразмерно маленькой головой, листовидна, полупрозрачна, сильно расширена по вертикали, обычно до 10 см длиной, но в предельном случае — почти до 2 м. В ходе метаморфоза (превращения личинки в малька) длина её тела резко сокращается. К элопоморфам относят четыре отряда и более 850 современных видов.

Отряд Тарпонообразные (Elopiformes)

Отряд включает тропических и субтропических морских рыб. Их примитивные особенности — непарная гулярная пластинка на вентральной стороне нижней челюсти (как у амии), артериальный конус в сердце. Эти рыбы предположительно не изменились с поздней юры. Атлантический тарпон (*Megalops atlanticus*), обладатель обтекаемого, немного сжатого с боков тела классических очертаний, достигает в длину 2,5 м.

Отряд Угреобразные (Anguilliformes)

Рыбам данного отряда присуща своеобразная, причём далеко зашедшая специализация на относительно примитивной морфологической основе. Это хищники, обладатели змеевидного тела, приспособленные к жизни на дне моря или пресноводных водоёмов в сплетениях водорослей, в норах и нагромождениях камней, среди коралловых рифов. Их добычу составляют, в основном, беспозвоночные. В морях встречаются до глубин в 4 км, особенно многочисленны и разнообразны

в тропиках. Эти рыбы полностью утратили брюшные плавники и тазовый пояс; лишь немногие сохранили остатки кожных чешуй, нередко сильно редуцированы также грудные плавники, а плечевой пояс отделён от черепа. Частично редуцирована жаберная крышка, мало наружное жаберное отверстие, отсутствуют жаберные тычинки. Предчелюстные кости, сошник и этмоидные кости сращены в единый монолит.

Европейский угорь (*Anguilla anguilla*; рис. 86, *9*) живёт в реках и озёрах, питаясь беспозвоночными и мелкой рыбой, может достигать 1,5 м длины и массы до 6 кг. Угри — проходные рыбы, для однократного размножения (в возрасте 9—12 лет), они предпринимают дальнюю миграцию, 4—7 тыс. км, которая может включать переползание по суше, в Атлантике проходит под встречным тёплым течением Гольфстрим и заканчивается в Саргассовом море. Здесь угри нерестятся и погибают. Их личинки-лептоцефалы медленно дрейфуют к берегам Европы вместе с Гольфстримом. Через 2,5—3 года они превращаются в полупрозрачных мальков, так называемых стеклянных угрей (длиной до 9 см), которые активно заселяют реки и пойменные озёра (при паводках). Здесь они живут до своей нерестовой миграции.

Мурены, представители семейства Murenidae, живут почти исключительно в морях. Это серьёзные хищники, они могут иметь крупные размеры (до 3 м длиной) и опасны для ныряльщиков. У мурен отсутствуют грудные плавники, при маленьком наружном жаберном отверстии несколько редуцированы жаберные дуги; только четвертая дуга усилена и поддерживает специфичную для этих рыб «глоточную челюсть», вооруженную крупными острыми зубами.

В отряд Угреобразные включают 15 семейств и примерно 790 видов.

Отряд Мешкоротообразные (Saccopharyngiformes)

Этих рыб считают производными от угрей и притом наиболее измененной анатомически группой позвоночных животных. Большерот *Eurypharynx pelecanoides* (см. рис. 86, *16*) — уникальный среди костистых рыб обладатель пяти жаберных дуг и шести жаберных щелей, маленькие жаберные отверстия расположены у него ближе к анальному отверстию, чем к переднему концу тела. Собственно мешкоротов известно 10 видов. Они живут на глубинах 1—5 тыс. м, достигают 75 см длины. Гигантские челюсти, способные пропускать относительно крупную добычу, занимают около 20 % длины тела, остальной череп сильно измененного строения едва заметен над ними. У мешкоротов нет костей жаберной крышки, лучей жаберной перепонки, брюшных плавников, рёбер, чешуй, плавательного пузыря, хвостового плавника.

Всего в отряде четыре семейства, 28 видов.

Подотдел Остариоклюпеоморфы (Ostarioclupeomorpha)

Объединять надотряды Клюпеоморф с Костнопузырными в ранге подотдела стали в недавнее время под влиянием сходства этих групп в обладании элементами веберова аппарата (см. с. 148). В пределах первого из них принимают один лишь

отряд Сельдеобразные, предки которых известны со среднего триаса. Второй надотряд, по современным представлениям, включает пять отрядов.

Отряд Сельдеобразные (Clupeiformes)

Для этих рыб характерны расчленённые, мягкие лепидотрихии, большое количество хряща в мозговом черепе; сжатое с боков серебристое тело, легко опадающая чешуя. Зубы мелкие, у многих отсутствуют. В большинстве это стайные пелагические рыбы, населяющие моря всего земного шара. Среди них немало проходных форм, есть и пресноводные виды. В отряде пять семейств и 364 вида. Многие имеют большое промысловое значение.

Норвежская сельдь *Clupea harengus* живёт в Северной Атлантике и прилегающих морях Северного Ледовитого океана. За 20 — 25 лет жизни длина тела достигает 36 — 40 см. Размножение проходит вблизи берегов Норвегии, Исландии, Гренландии, Канады, с 5 — 7 лет. После нереста стаи уходят в море далеко на север для откорма. Салака, местная форма этой сельди, составляющая почти половину улова в Балтийском море, созревает уже к возрасту 2 — 3 года, достигает длины 13 — 15 см. Европейский шпрот *S. sprattus*, важный объект промысла и кормовой ресурс для многих видов крупных рыб, обитает большими стаями на Балтике, в Атлантическом океане, Средиземном и Чёрном морях. Четырёхлетние рыбки имеют 12 — 15 см длины.

Крупная сельдь черноспинка *Caspiolosa kessleri* (длиной до 50 см) — проходной вид из Чёрного и Каспийского морей. Созревают к 3 — 4 годам. До строительства плотин эти рыбы поднимались по Волге на 2 — 3 тыс. км (по 30 — 70 км в сутки). Самки вымётывают по 135 — 310 тыс. икринок. Часть производителей после нереста погибает.

К сельдеобразным относятся также тюльки, или кильки, это четыре вида рода *Clupeonella* из Азовского, Чёрного и Каспийского морей. Эти рыбы весьма многочисленны, интенсивно промышляются, служат кормом многих ценных рыб, в том числе и сельдей.

Важный промысловый вид Чёрного и Азовского морей — хамса, или европейский анчоус (*Engraulis encrasicholus*), один из 140 видов мелких стайных рыб семейства Анчоусовые (Engraulidae), распространённого главным образом в тёплых водах. Питаются планктоном, ведут пелагический образ жизни. Половой зрелости достигают в возрасте одного года, живут 3 года, вырастая до 12 см. Ценный пищевой ресурс для многих крупных хищных рыб; к осени накапливают рекордное количество жира — до 28 % массы тела.

Надотряд Костнопузырные (Ostariophysi)

К этому надотряду относится большинство современных пресноводных рыб, почти 8 тыс. видов пяти отрядов, объединяемых такими общими свойствами, как веберов аппарат, устанавливающий костную связь между плавательным пузырём и внутренним ухом, и одноклеточные «железы испуга», выделяющие в воду при повреждении кожи химический сигнал опасности.

Отряд Карпообразные (Cypriniformes)

В основном растительноядные рыбы, широко распространённые в Северной Америке, Европе, Азии и Африке, но не в Южной Америке, всего более 3 250 видов. Нет зубов на челюстях, зато у многих велик и прочен элемент пятой жаберной дуги, несущий нижние глоточные зубы, крупные и сложные. Мощная мускулатура этой дуги позволяет рыбе растирать кормовые объекты о роговой «жерновок», закрепленный на выросте затылка, в тонкую пасту, поступающую по пищеводу непосредственно в двенадцатиперстную кишку; желудка у этих рыб нет. Имеется максиллярный аппарат, выдвигающий при раскрывании рта вторичную верхнюю челюсть в виде короткого хоботка. По своему разнообразию карпообразные превосходят другие группы пресноводных рыб, особенно богато они представлены в водоёмах Африки и Южной Азии. Их питание разнообразно, в раннем возрасте главный корм — зоопланктон, позже многие становятся бентофагами — собирают корм на грунте или даже роются в иле, — такие, как лещ и карась. Жерех и голавль — активные хищники, поедающие мелких рыб. Чисто растительноядные — амур и толстолобик.

В отряде немало важных промысловых видов. Среди них первенство держит вобла, живущая в опресненных акваториях Каспийского моря, — проходная форма плотвы (*Rutilus rutilus*). Существенную роль в этом плане играют также сазан (*Cyprinus carpio*), лещ (*Abramis brama*), жерех (*Aspius aspius*). Мелкие виды, такие как пескари (*Gobio*), вьюны (*Cobitis*, *Misgurnus*), верховки (*Leucaspius*), образуют важное звено в цепях питания промысловых рыб. Есть важные объекты искусственного разведения — культурные породы сазана (карпы), белый амур (*Ctenopharyngodon idella*), толстолобики (*Hypophthalmichthys molitrix* и *Aristichthys nobilis*). Последние способны очищать водоёмы от растительности, препятствуя их зарастанию.

Отряд Хараценообразные (Characiformes)

Отряд насчитывает почти 1 700 видов. Пресноводные рыбы Африки и Америки, прежде всего Южной Америки, где они составляют не менее половины ихтиофауны бассейна Амазонки (замещая карпообразных). Очень разнообразны по форме тела и размерам — от 1,5 см почти до 1,5 м. Среди харацинообразных есть и растительноядные, и планктоноядные, и бентосоядные формы, и активные хищники, в том числе знаменитые пираньи (*Serrasalmus*). Острые треугольные зубы и прочные челюсти с чрезвычайно сильной мускулатурой позволяют этим стайным рыбам легко откусывать у крупных животных небольшие кусочки мягких тканей, вскоре оставляя голый скелет. Серьёзную опасность местами они представляют и для человека. К этому отряду относятся многие популярные аквариумные рыбы — тернеции, тетры, неоны и др. Клинобрюшки (*Gastropelecus*, *Carnegiella*; длиной чуть более 6 см) ловят насекомых на околоводных растениях, выпрыгивая из воды и пролетая десятки сантиметров активным машущим полетом. Крыльями служат грудные плавники, расположенные необычно высоко на сплюснутом с боков теле рыбки. Сильно выступающий грудной отдел вмещает «летательную» мускулатуру (до 25 % массы тела).

Отряд Сомообразные (Siluriformes)

Многочисленная группа — более 2 800 видов. Почти все они имеют характерную форму тела, как у обыкновенного сома. Кожа у большинства голая, но у панцириковых сомов (Callichthyidae) она содержит костные пластины. На челюстях несколько рядов мелких зубов, около рта — несколько пар усиков. Большинство топических видов мелки (3—6 см длины), наш сом (*Silurus glanis*; см. рис. 86, *11*) резко выделяется крупными размерами — до 4 м длиной и массой до 300 кг. Распространены частные приспособления: присоски у обитателей горных ручьёв, добавочные органы дыхания у обитателей заросших водоёмов с неустойчивым кислородным режимом, способность переползать по суше. Электрический сом (*Malapterurus electricus*) из рек Западной Африки имеет электрический орган (до 1/4 массы тела) с разрядами до 400 В, он окружает туловище студенистым слоем и предположительно возникает не из мускулатуры, а из кожных желез.

Большинство сомообразных — хищники-засадчики, но есть среди них бентофаги, планктонофаги и даже настоящие паразиты — мелкие американские сомики родов *Stegophilus* и *Vandellia*, которые укрепляются на жабрах крупных рыб и сосут из них кровь. Есть примеры заботы о потомстве — охрана кладки икры на дне в специально вырытой норке или вынашивание икры во рту.

В отряде немало промысловых рыб, в частности обыкновенный сом — объект лова и разведения в прудовых хозяйствах.

Отряд Гимнотообразные, или Электрические угри (Gymnotiformes)

Отряд немногочислен, в нём чуть более 130 видов. Они распространены в Центральной и Южной Америке. Имеют угреподобное тело и считаются близкими по отношению к сомообразным. Их электрические органы произошли из нервной и мышечной ткани. Генерируемые токи используют для ориентации, внутривидового общения, но также для защиты и нападения на добычу. У электрического угря (*Electrophorus electricus*) при длине тела свыше 2 м главный электрический орган (около трети массы тела) даёт разряд до 650 В при силе тока до 1 А. Добавочные низковольтные органы дают пульсирующие локационные импульсы до 50 в 1 с, по-видимому, отчасти заменяющие зрение. Способен дышать атмосферным воздухом благодаря особому богато васкуляризованному органу в ротовой полости. Есть указания на развитую заботу о потомстве (охрану молоди).

Подотдел Настоящие костистые рыбы (Euteleostei)

Надотряд Протакантоптеригии (Protacanthopterygii)

Отряд Корюшкообразные (Osmeriformes)

В отряде более 80 видов преимущественно пресноводных и солоноватоводных рыб. Европейская корюшка — *Osmerus eperlanus* (до 20 см длиной, живущая до 9 лет) — относится к проходным видам. Обитает в прибрежных морях Европы, в

пределах России в Белом и Балтийском морях. Озёра этих же районов населяет оседлая форма — более мелкий снеток (8—10 см). Промышляются обе формы; солёно-сушёный снеток ценится как лакомство.

Отряд Лососеобразные (Salmoniformes)

В настоящее время отряд толкуется весьма узко: в него включают одно семейство и около 70 видов. Прежде считались близкими к сельдеобразным, но, в отличие от них, имеют непрерывный ряд отверстий боковой линии в последовательных чешуях. В мозговом черепе много хряща. У всех отечественных видов отряда есть жировой плавник (задний спинной — маленький и без лучей). Есть морские (даже глубоководные), проходные и пресноводные.

В отряде немало ценных промысловых видов, славящихся прекрасным мясом, «красной» икрой. Это проходные и пресноводные рыбы Северного полушария. Наибольшее промысловое значение имеют проходные тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus*. Рыбы растут и нагуливаются, кочуя по северной части Тихого океана. У горбуши (*O. gorbuscha*) возраст половозрелости 2 года при длине 50—60 см, у кеты (*O. keta*) — от 3 до 5 лет при длине 70—90 см и массе 5—10 кг, у чавычи (*O. tschawytscha*) — от 4 до 7 лет при длине до метра и массе иногда свыше 25 кг. В определённый сезон года (иной для разных видов и даже популяций одного вида) рыбы движутся плотными стаями к побережьям, заходят в реки, поднимаясь вверх до участков с галечным грунтом и быстрым течением. При этом они при помощи обоняния обычно находят свою «родную» реку. Кета по Амуру и Уссури проходит до 1 200 км, а чавыча по р. Юкон — даже до 4 000 км. В реках рыбы не питаются; запасы жира снижаются за время путешествия с 8—10 % до долей процента, сжимается кишечник, частично рассасываются мышцы, но идёт дозревание половых продуктов. Одновременно у рыб формируется брачный наряд: изменяется окраска, у самцов увеличиваются и искривляются челюсти, вырастает горб.

На нерестилище самка, став головой против течения, хвостом разбрасывает гальку и вырывает яму 30—40 см глубиной и до 1—2 м длиной. Затем она вымётывает в ямку крупную икру, диаметром до 7—9 мм, сравнительно немного, всего 1,5—4,5 тыс. икринок на самку, лишь у чавычи до 14 тыс. Находящийся рядом самец поливает икру молоками, самка засыпает икру галькой, насыпая бугор, и до 10 дней охраняет свою кладку, отгоняя других готовящихся к нересту самок. Затем истощённые производители погибают. Для всех тихоокеанских лососей характерно однократное (моноциклическое) размножение. Благодаря такому режиму обсуждаемые виды не только доставляют своё потомство на огромные расстояния в относительно безопасные условия с чистой и хорошо аэрированной водой, хотя и бедные пищевыми ресурсами. Помимо этого, они удобряют эти акватории своими телами, принося в них из Тихого океана огромную массу биогенного материала.

Икра инкубируется 100—130 дней. Несмотря на развитую заботу о потомстве, огромная доля икры теряется из-за выноса течением, поедания хищниками, раскапывания бугров другими участниками нереста, наконец, промерзания. Личинки до рассасывания желточного мешка несколько месяцев прячутся между галькой, затем начинают питаться мышечными волокнами погибших после нереста взрос-

лых рыб, личинками хирономид и другими мелкими донными беспозвоночными. Потом молодые рыбки скатываются в море и живут там до наступления половой зрелости. Как показало в одном случае конкретное исследование, их число составило лишь 1,8 % от числа икринок, бывших в яичниках самок.

Из атлантических лососей рода *Salmo* более известна сёмга — *S. salar* (см. рис. 81, *6*), достигающая 1,5 м длины и массы 38 кг. Её мальки остаются в реках до 3—5 лет (у нас — в бассейнах Белого и Баренцева морей) и меньше времени проводят в море (1—3 года). После нереста значительная часть производителей скатывается в море и там вновь нагуливается, участвуя в размножении до 5 раз. В некоторых реках и крупных озёрах (например, в Ладожском) живут оседлые популяции сёмги; более мелкие, чем проходные. Кумжа (*S. trutta*) образует проходные формы (черноморский, каспийский лососи) и оседлые, называемые форелями. В бассейне Северного Ледовитого океана обитает проходная нельма *Stenodus leucichthys*; ее подвид — белорыбица — живет в Каспии, нерестится в Волге и Урале. В реках Сибири и в бассейне Амура обитает таймень *Hucho taimen* (длиной до метра и массой до 60 кг). На Европейском Севере и во многих районах Сибири живут проходные и жилые виды рода *Coregonus*: ряпушки, сиги, омуль, пелядь, пыжьян, муксун. Это рыбы с вкусным нежным и жирным мясом, но менее крупные, с массой 1—2, редко до 5 кг. Пять видов хариусов рода *Thymallus* населяют реки с быстрым течением и каменистым дном, а также холодные озёра Северного полушария.

Отряд Щукообразные (Esociformes)

Этот отряд невелик — всего 10 видов. Пресноводные рыбы, видимо, близкие к корюшкообразным. У них специфический силуэт — спинной и анальный плавники сдвинуты к хвосту. Пилорических придатков нет. Обыкновенная щука *Esox lucius* (см. рис. 81, *8*) распространена в озёрах и реках всего Северного полушария (ареалы остальных видов более ограничены). Достигает длины 1,5 м и массы более 35 кг; установленный предельный возраст 33 года. Созревают на 2—4-м году жизни. Нерестятся весной, обычно на заливных лугах. Самка вымётывает от 20 до 300 тыс. икринок. Личинки длиной 6,5—7,5 мм вылупляются через 8—14 дней и вскоре начинают питаться мелкими ракообразными. При длине от 3—5 см питаются только молодью рыб. Хищники-засадчики, способные к мощному рывку. Полезны уничтожением сорных рыб. Имеют промысловое значение и ограниченную гастрономическую ценность (в мясе всего 2—3 % жира). Но в некоторых районах Сибири составляют до 20 % уловов.

Отряд Стомиеобразные (Stomiiformes)

Примитивные современные рыбы, примерно 390 видов. Большеротые морские хищники, многие из них глубоководные. Имеют светящиеся органы (фотофоры), своеобразные в плане гистологии. Прежде этих рыб ошибочно включали в отряд Лососеобразные.

Отряд Миктофообразные (Myctophiformes)

Это так называемые светящиеся анчоусы, всего около 250 видов; их тело также покрыто многочисленными фотофорами. Мелкие глубоководные морские рыбы относительно обычных пропорций. Характерны ежедневные вертикальные миграции до глубин 2—3 тыс. м. Часть видов имеет промысловое значение.

Отряд Опахообразные (Lampriformes)

Два десятка видов пелагических рыб, держащихся поодиночке на глубинах в сотни метров, обладателей уплощенного с боков тела. Опах (*Lampris guttatus*) достигает 3—5 м длины при массе 200—300 кг; распространён всесветно. У другого представителя отряда, сельдяного короля (*Regalecus glesne*; см. рис. 81, *7*), тонкое и узкое ремневидное тело достигает длины 8 м. Это самая длинная костистая рыба.

Надотряд Паракантоптеригии (Paracanthopterygii)

Отряд Трескообразные (Gadiformes)

Объединяет девять семейств и около 550 видов (многие из них более или менее глубоководны). В пресных водах постоянно живёт один вид. Многие представители отряда имеют важное промысловое значение. Чешуя иногда редуцируется. Размеры от 10—30 см до 1—1,5 м. Живут преимущественно в холодных и прохладных водах. В большинстве ведут придонный образ жизни, поедают различных беспозвоночных и мелких рыб; немногие мелкие пелагические виды питаются зоопланктоном. Один из основных промысловых видов — треска (*Gadus morhua*), живущая в умеренных и северных районах Атлантического и Тихого океанов. В возрасте 20—25 лет достигает длины до 1,5 м и массы свыше 40 кг, в промысловых уловах обычные размеры 40—80 см. Нерестится на глубинах около 100 м; самка выметывает за год 2—10 млн мелких икринок. Молодь питается пелагическими рачками, к концу лета рыбки достигают 3—4 см длины. Затем переходят к жизни в придонных слоях воды и продолжают усиленно питаться ракообразными. Достигнув длины 30—40 см (в возрасте трёх лет), рыбы начинают кочевать. Держатся около дна, питаясь мелкой рыбой, придонными и донными беспозвоночными. В возрасте 6—8 лет при длине 60—80 см и массе 3—5 кг осенью большие стаи трески медленно направляются к местам нереста, проделывая за 5—6 месяцев, путь 1 000—1 500 км. Нерестятся каждый год. Ценятся мясо и тресковая печень, которая составляет до 10 % массы рыбы и содержит до 50 % жира с высоким содержанием витаминов A и D.

Широко известны также обитающая в Атлантике пикша (*G. aeglefinus*), минтай (*Theragra halcogramma*; север Тихого океана), мерлуза и хек (виды рода *Merluccius*). В прибрежных водах Тихого океана и Северной Атлантики, включая Белое море, живут близкие виды наваги (род *Eleginus*), нерестящиеся зимой. В холодных реках и озёрах Северного полушария живет налим *Lota lota*, достигающий длины 1 м и массы 30—35 кг. Особенно интенсивно питается зимой, поедая рыб

и различных донных беспозвоночных. Половозрелым становится в возрасте трёх лет. Очень плодовит — от 30 тыс. до 5 млн икринок. Ценятся мясо и печень.

Подавляющее количество видов принадлежит макрурусам (*Macrourus*) и их родственникам — глубоководным рыбам (до 2 000 м), среди которых есть промысловые. Вместо хвостового плавника их тело позади переходит к нить. В отряде есть несколько видов обитателей карстовых пещер Северной Америки. Это представители семейства Слепоглазковые — Amblyopsidae, известные также тем, что вынашивают икру в ротовой полости.

Отряд Ошибнеобразные (Ophidiiformes)

В отряде насчитывают до 385 видов. Среди них особо интересны караповые рыбы, в частности, *Carapus bermudensis* (прежнее название — фиерасфер), всего 25 видов длиной до 15—30 см, очень тонких, с укороченным туловищем и длинным заостренным хвостом без плавника. Они занимают своеобразную экологическую нишу на мелководьях тёплых морей. Очень длинный перистый луч спинного плавника позволяет вылупившейся личинке парить в придонных слоях воды. Достигнув 7—9 см длины, личинка теряет его, опускается на дно и проникает в клоаку голотурии, где и живёт, не причиняя своему хозяину вреда. После метаморфоза личинка превращается в рыбку длиной 7—8 см, которая свободно плавает у дна, питаясь мелкими ракообразными, но при опасности снова прячется в голотурию, влезая в её клоаку тонким хвостом вперёд.

Отряд Батрахообразные (Batrachoidiformes)

Батрахообразные, или рыбы-жабы (около 80 видов), видимо, произошли от каких-то перкоидных (близких к окунеобразным) форм и приспособились к донному образу жизни в прибрежной зоне; есть вторично пелагические и глубоководные виды. Брюшные плавники расположены на горле; они могут сливаться в присоску или редуцироваться. Плавательный пузырь замкнутый. Большинство видов — малоподвижные донные формы длиной до 20—30 см с большой приплюснутой головой и глазами на верхней стороне. Большой рот с острыми зубами. Питаются беспозвоночными и мелкой рыбой. С помощью плавательного пузыря издают громкие звуки — территориальные сигналы. Крупную икру откладывают под камни, в пустые раковины, где её охраняют самец. Часть видов имеет ядовитые железы у основания лучей спинного плавника и шипов на жаберных крышках.

Отряд Удильщикообразные (Lophiiformes)

В отряде немногим более 300 видов хищных морских рыб. Самый передний луч спинного плавника смещён на голову и превращён в так называемый иллиций (удилище) с расширением (иногда светящимся) на конце, движения которого привлекают добычу. У многих грудные плавники имеют мощный скелет, сильную мускулатуру и служат для ползанья по грунту. Тело их уплощено в дорсовентральном направлении, у них крупная голова, обычно небольшое наружное жаберное отверстие, сильно выдвинутые вперёд брюшные плавники. Подкарауливать до-

бычу на дне облегчает маскировка причудливыми выростами кожи и шипами, а у ряда видов также путём изменения окраски. Питаются рыбами, крабами, головоногими. Около 120 видов живут в толще воды на глубинах в 1—2 км и глубже. Большой рот с очень мощными зубами позволяет нападать на добычу почти таких же размеров, как и сам хищник. Для ряда глубоководных видов характерны карликовые самцы, не способные самостоятельно питаться. Они прирастают к крупным самкам своим ротовым отверстием и превращаются в настоящих наружных паразитов. Такой паразитизм самцов, вероятно, компенсирует трудность встреч особей разного пола у малоподвижных видов, живущих поодиночке, чрезвычайно разреженными популяциями.

Надотряд Колючепёрые (Acanthopterygii)

У этой крупнейшей современной группы костистых (около 14 800 видов) при открывании рта предчелюстная кость выдвигается вперёд вследствие поворота верхнечелюстной кости около продольной оси. Надотряд можно разделить на три неравные группы (серии): во-первых, это Мугиломорфы, включающие один отряд Кефалеобразные, затем Атериноморфы с отрядами Атеринообразные, Сарганообразные и Карпозубообразные. Третья серия, Перкоморфы — самое крупное объединение костных рыб (около 13 175 видов). В её состав входят 9 отрядов, а именно: Стефанобериксообразные, Бериксообразные, Солнечникообразные, Колюшкообразные, Слитножаберникообразные, Скорпенообразные, Окунеобразные, Камбалообразные и Иглобрюхообразные.

Отряд Кефалеобразные (Mugiliformes)

Компактная группа, чуть более 70 видов, в большинстве — ценные промысловые рыбы. Известны разнообразные виды кефалей рода *Mugil*, обладатели обтекаемого торпедообразного тела с небольшим ртом и мелкими зубами. Держатся в прибрежных участках морей и приустьевых пространствах, в том числе опреснённых, изредка — в пресных водах. Питаются илом, содержащим детрит, и обитающими в нём беспозвоночными. Имеют длинный кишечник и фильтрующий аппарат в глотке с длинными жаберными тычинками. Кефалеобразные обычны в Чёрном море, успешно акклиматизированы в Каспии.

Отряд Атеринообразные (Atheriniformes)

Мелкие рыбы (обычно до 15 см), немногим более 300 видов, населяют прибрежные моря, солоноватые и пресные водоёмы преимущественно в тропиках и субтропиках. Несколько видов живут в Чёрном, Азовском и Каспийском морях. При небольшом промысловом значении образуют существенное звено в пищевых цепях. Своеобразна репродуктивная адаптация груниона *Leuresthes tenuis*, рыбки длиной до 17 см. В Калифорнии в период высоких приливов ночью рыбки вместе с волной выскакивают на пляж и успевают выше среднего уровня уреза воды зарыть порцию икры в мокрый песок на глубину до 5 см. В следующий период высоких приливов (при одноимённой фазе луны, т. е. почти через месяц),

когда волны вновь захлестывают участки с икрой, мальки уплывают в море. У представителей семейства Фаллостетовые — Phallostethidae (21 вид) обнаружена уникальная адаптация для внутреннего оплодотворения. У этих мелких (длиной до 4 см) полупрозрачных рыбок из пресных и солоноватых водоемов Индокитайского п-ова и Филиппинских о-вов анальное и половое отверстия расположены на горле, под грудными плавниками. У самца элементами брюшных плавников на стебельчатом выросте нижней стороны головы образован скелет асимметричного округлого совокупительного органа. Несмотря на внутреннее оплодотворение, живорождения нет; самки откладывают икринки.

Отряд Сарганообразные (Beloniformes)

Распространены в тёплых морях и пресноводных водоёмах (около 225 видов). Собственно сарганы, хищные рыбы из семейства Beloniidae (1,5 м длины), обладают вытянутым телом и редкими зубами на длинных тонких челюстях. Обитающая в Тихом океане сайра *Cololabis saira* (40—45 см длины), важный объект промысла, относится к стайным макрелещукам (семейство Scomberesocidae, всего четыре вида). Популярен лов сайры на свет: в темные ночи её привлекают к рыболовному судну мощными лампами и «черпают» из воды специальными сетями.

Заслуживают внимания летучие рыбы (семейство Exocoetidae, около 50 видов; см. рис. 81, *12*). Максимальная длина тела 30—45 см. Эти рыбы имеют сильно вытянутые грудные и брюшные плавники, а в хвостовом плавнике нижняя лопасть заметно длиннее верхней. Держатся мелкими стайками в верхних слоях воды, питаясь различными рачками, моллюсками и мелкими рыбками. Сами служат добычей многих крупных пелагических рыб — тунцов, меч-рыбы и др. Уходящие от преследования летучие рыбы на скорости до 60—65 км/ч выскакивают на поверхность воды, при этом нижняя лопасть хвостового плавника погружена в воду и сохраняет роль движителя. Наращивая скорость, рыба переходит к скользящему полёту и планирует по отлогой траектории, пока снова не опустится на воду, чтобы повторить разгон при помощи хвоста. При благоприятных условиях (направление ветра и т.п.) крупные виды могут продержаться в воздухе 30—40 с и пролететь до 200—400 м; хищник бросает преследование. Взлетевших летучих рыб ловят в воздухе морские птицы (фрегаты, альбатросы и др.). Имеют небольшое промысловое значение.

Отряд Карпозубообразные (Cyprinodontiformes)

Мелкие рыбы (2—30 см длиной), немного более тысячи видов из пресных вод тропиков и субтропиков, некоторые — из прибрежных участков морей. В Америке некоторые виды живут в горячих источниках при температуре воды до 40 °С и даже выше. В числе кормовых объектов личинки комаров, в связи с чем, например, гамбузию *Gambusia* акклиматизировали на юге России и ближнего зарубежья. Многие виды содержатся аквариумистами (гуппи, меченосцы и др.). В четырёх семействах из 10 развито яйцеживорождение: самка рождает от двух до 200 мальков. От 2 до 5 мальков (длины 4—6 см) рождают самки четырёхглазки (*Anableps tetrophthalmus*; до 30 см в длину) из лагун Центральной Америки. Рыбы

кормятся на поверхности водоёмов, наполовину высунув глаза из воды. Каждый отчасти подразделён «ватерлинией» на верхний зрачок, для воздушного зрения и нижний — для водного. Хрусталик овален, а не шаровиден, как у остальных рыб, его более уплощенная часть используется для воздушного зрения.

Отряд Стефанобериксообразные (Stephanoberyciformes)

Отряд объединяет своеобразных морских, океанических рыб, характерных исключительно тонкими костями черепа. Среди них немало глубоководных, редких, недостаточно изученных видов, отчего их количество со временем нарастает; пока описано 75 видов. По числу видов, обитающих глубже 1 800 м, отряд держит первенство, это 20 видов китовидковых (семейство Cetomimidae). У них большая голова, крупный рот, маленькие глаза (у некоторых — рудиментарные), скелет слабо обызвествлён. Длина тела самок — 10—20 см (предел — 39 см), самцов — 3—5 см.

Отряд Бериксообразные (Beryciformes)

Около 140 видов из тропических и субтропических вод океана. Отряд известен уже со среднего мела — наиболее древний среди перкоидных, возможно, обособившийся от каких-то сельдеобразных и предковый для остальных перкоидных рыб. У части видов плавательный пузырь сохраняет связь с пищеводом. Часть видов приурочена к коралловым рифам.

Отряд Солнечникообразные (Zeiformes)

Всего 32 вида, в большинстве своём глубоководные, обитающие в морях тропического и умеренного пояса. В Чёрном море изредка встречается распространённый в Северной Атлантике обыкновенный солнечник *Zeus faber*, достигающий 55 см длины и 8 кг массы.

Отряд Колюшкообразные (Gasterosteiformes)

Около 280 видов, преимущественно мелких, в том числе пресноводных (около 20 видов) и солоноватоводных (около 40 рыб). У многих развит наружный панцирь из костных пластинок.

Первый из двух подотрядов — это колюшковидные (Gasterosteoidei), около 14 видов с длиной тела до 18 см из пресные вод и прибрежных морей Северного полушария. Обладают выдвижным ртом, прочными шипами перед спинным плавником (от 2 до 15 штук), а также парой шипов на месте брюшных плавников. Характерна развитая забота о потомстве. Весной самец на дне из обрывков растений склеивает выделениями почек гнездо, затем при помощи сложного ритуального поведения загоняет в него 2—3 половозрелые самки, каждая из которых откладывает до 100 икринок. Самец охраняет гнездо, бросаясь с растопыренными колючками даже на более крупных рыб, движениями грудных плавников он об-

новляет в гнезде воду; некоторое время охраняет и молодь, скрывающуюся при опасности в гнезде. Освобождённая от таких забот самка за период нереста может выметать 3—4 порциями до 400—600 икринок. Местами колюшки очень многочисленны. Питаясь планктонными и донными беспозвоночными, поедая икру и молодь других рыб, они оказываются конкурентами и прямыми хищниками по отношению к ценным промысловым рыбам. В свою очередь, они сами служат кормом для многих рыб (например, трески) и морских птиц.

Другой подотряд, чуть более 260 видов, — Игловидные (Syngnathoidei), по-старому Пучкожаберные. Тело удлинённое или сложной формы, со сворачивающимся цепким хвостом, как у морского конька (*Hippocampus*; см. рис. 86, *13*). Рыло длинное, трубкообразное, с маленьким ртом на конце. Брюшных плавников, как правило, нет. Тело покрыто костными пластинками. Почка, как указано ранее, лишена артериального кровоснабжения (бесклубочковая почка), по крайней мере, у части видов. Живут на мелководьях тёплых и умеренных морей, скрываясь в зарослях водорослей или среди веточек кораллов; у некоторых видов совершенная мимикрия. Некоторые популяции морских игл живут и в пресных водах. Питаются преимущественно планктонными рачками, втягивая их невыдвижным трубчатым ртом, как пипеткой, снимают мелких беспозвоночных с водорослей. Служат кормом хищных рыб, но более крупные особи (иглы — до 60 см длины, коньки — до 20 см) и сами ловят молодь других рыб. Крупная икра откладывается в выводковую сумку на брюхе самца, через стенки которой отец доставляет им кислород.

Этому же подотряду принадлежат пять видов пегасов (семейство Pegasidae), небольших рыбок причудливого внешнего вида из тропических прибрежных вод Индийского и западной части Тихого океанов. Сплющенное сверху вниз тело покрыто многоугольными костными пластинками; маленький беззубый рот с уникальным механизмом выдвигания накрыт плоским рострумом из носовых костей. Большие грудные плавники внешне похожи на крылья.

Отряд Слитножаберникообразные (Synbranchiformes)

Около 100 видов, по внешнему облику похожих на угрей; населяют пресные, солоноватые водоёмы, а четыре вида — прибрежные участки тропических морей. Единое жаберное отверстие на горле, жабры более или менее редуцированы. Дышат поверхностью кожи, а также усваивают атмосферный кислород через обильно снабжённые капиллярами кишечник и полости наджаберных органов. Флюта, или рисовый угорь (*Monopterus albus* длиной 70—100 см), живёт в прудах, болотах и на рисовых чеках Юго-Восточной Азии. Переползает из водоёма в водоём, при засухе закапывается в ил на глубину 1—1,5 м и доживает до следующего влажного периода. Сходно ведут себя и другие виды.

Отряд Скорпенообразные (Scorpaeniformes)

Почти 1 500 тыс. видов морских рыб, преимущественно донных или придонных. Близки к окунеобразным, из отличий от которых упомянем прочную продольную костную перемычку под глазом.

Имеются ядовитые железы в виде полоски секреторной ткани в глубоких желобках части плавниковых лучей. Попадая при уколе о плавник в рану, яд вызывает боль, в тяжёлых случаях — паралич и даже смерть; используется при защите от нападения других рыб.

Одни виды — типичные хищники-засадчики, другие питаются крупными планктонными или донными беспозвоночными. Морские петухи, в частности черноморская жёлтая тригла (*Trigla lucerna*, см. рис. 86, *19*), ищут мелкую добычу на дне, прощупывая верхние слои ила тремя передними свободными лучами широких и ярко окрашенных грудных плавников, которые образуют подвижные и чувствительные пальцевидные придатки.

Самцы нередко охраняют отложенную икру (подкаменщики из семейства Cottidae, пинагор *Cyclopterus lumpus*; см. рис. 86, *20*, и др.). Самки некоторых видов карепроктов (*Careproctus*) в Охотском и Беринговом морях при помощи яйцеклада в виде тонкой трубки до 8 см длиной откладывают икру в околожаберную полость крупных камчатских крабов. Есть и яйцеживородящие виды, в частности, все 110 видов морских окуней рода *Sebastes*. Крупные самки некоторых видов (более 1 м длиной) выметывают до 2 млн личинок длиной до 4—6 мм. Байкальские голомянки (*Comephorus*) откладывают 1—2 тыс. икринок, личинки из которых вылупляются уже во время нереста (самки затем гибнут). Многие виды этого отряда имеют промысловое значение — морские окуни, терпуги (семейство Hexagrammidae), угольная рыба (*Anoplopoma fimbria*), керчаки (семейство Cottidae).

Отряд Окунеобразные (Perciformes)

Самый большой отряд костистых рыб: в нём свыше 10 000 видов и 160 семейств. Встречаются в пресных и морских водах; особенно разнообразны в тропиках. Спинные плавники содержат жёсткие и острые (колючие) лучи. Брюшные плавники сильно сдвинуты вперёд, под грудные, иногда сливаются в присоску. Чешуя чаще всего ктеноидная, в некоторых семействах редуцирована. Плавательный пузырь замкнутый, у некоторых отсутствует. Размеры широко варьируют — некоторые бычки из семейства Gobiidae и шиндлерии семейства Schindleriidae имеют 1—2 см длины и массу 10—30 мг. С другой стороны, меч-рыба (*Xiphias gladius*) достигает 4—4,5 м длины и массы 400—500 кг, марлин (*Makaira nigricans*) — 5 м и 700—900 кг, синий тунец (*Thunnus thunnus*) — более 3 м и 375 кг.

Тунцы, ставриды, парусники, меч-рыбы ведут пелагический образ жизни, питаются стайными рыбами, развивая временами скорость до 100—130 км/ч. Барракуды рода *Sphyraena*, похожие по внешнему облику на щук, — морские хищники с крупными острыми зубами. Обычная у берегов Центральной Америки большая барракуда (*S. barracuda*; 2—3 м длины) опасна для купающихся людей. Нототении, пелагические формы из семейства Nototheniidae, питаются планктонными рачками и плавают медленно. Рифовые окуни из семейства Lutjanidae, наши окуни, судаки (Percidae) затаиваются среди растений или разыскивают добычу, плавая с небольшими скоростями. Придонные рыбы зубатки (*Anarhichas*) питаются моллюсками и иглокожими; своими мощными периодически сменяемыми зубами они легко разгрызают прочные раковины. Султанки (*Mullus*) питаются мягкими донными беспозвоночными, которых ищут с помощью длинных щупалец-усиков,

медленно плавая у дна. Многие бычки (Gobiidae) и морские собачки (Blenniidae) прячутся между камнями, подстерегая добычу, а звездочёты (Uranoscopidae) зарываются в грунт, выставив на поверхность лишь большую пасть и расположенные на голове сверху глаза. Некоторые морские собачки, лабиринтовые рыбы (Anabantidae), например анабас (*Anabas*) и илистые прыгуны (*Periophthalmus* из семейства бычковых, см. рис. 86, *17*), выползают на берег и охотятся за наземными беспозвоночными. Брызгуны (*Toxotes*) из пресных вод Юго-Восточной Азии, оставаясь в воде, сбивают летающих или ползающих на надводных растениях насекомых тонкой струйкой воды, которую выбрызгивают с невероятной меткостью на расстояние до 2—2,5 м. Глубоководные виды этого отряда — хищники, способные заглатывать добычу, превышающую их размерами. Таков, например, хиазмод (Chiasmodon, см. с. 142; см. рис. 86, *15*). Есть и растительноядные виды, например некоторые морские собачки, рыбы-хирурги (Acanthuridae) и др.

У прилипал (рыб длиной 30—90 см из семейства Echeneidae) первый спинной плавник смещён на голову и превращён в мощную присоску, которой прилипалы прикрепляются к более крупным плавающим объектам и перемещаются за их счёт. Упомянутая присоска представляет собой неглубокий лоток с нежными краями бортов (для герметичности) и многочисленными поперечно ориентированными костными гребешками на дне, видоизменёнными плавниковыми лучами (лепидотрихиями). Прижав свою присоску с плоско уложенными гребешками к гладкой поверхности, а затем оттопырив гребешки обычными мышцами плавника, прилипало с большой силой оттесняет от субстрата дно лотка, создавая в нём высокое разрежение. Питаются эти рыбы остатками пищи крупных «хозяев» и беспозвоночными, будь то пелагические виды или эктопаразиты «хозяина».

У окунеобразных рыб встречается разнообразная окраска, часто покровительственная, с яркими пятнами и полосами. Некоторые способны изменять окраску в зависимости от окружающего фона (бычки). У некоторых видов выражена забота о потомстве. Бычки откладывают икру в пустые очищенные от грязи раковины или в построенные из камешков гнезда, другие роют норки, строят гнезда из пузырьков воздуха (лабиринтовые рыбы). Самцы охраняют икру, а иногда и молодь. Многие цихловые (семейство Cychlidae) вынашивают икру в ротовой полости; у некоторых видов мальки прячутся при опасности, сигнал которой подаёт родитель, принимая определённую позу. У разных видов эту заботу проявляют либо оба партнёра, либо только один из них. Встречаются яйцеживородящие виды, например три вида бельдюг рода *Zoarces*, и живородящие (питание эмбрионов происходит за счёт связи с тканями материнского организма) — так называемые живородки из семейства Embiotocidae (подотряд Губановидные) и др.

Многие виды окунеобразных рыб имеют важное промысловое значение. В пресных водоёмах России это судак (*Stizostedion lucioperca*) и окунь (*Perca fluviatilis*). В тропиках на рисовых полях выращивают тилапий — *Tilapia* sp. Из морских окунеобразных промысловое значение имеют горбылёвые (семейство Sciaenidae), ставридовые (Carangidae), нототениевые (Nototheniidae), зубатковые (Anarhichadidae), бычковые (Gobiidae), скумбриевые — Scombridae (скумбрии, см. рис. 86, *18*, пеламиды, макрели, тунцы), мечерыловидные (Xiphiidae и Istiophoridae), к которым относятся меч-рыба, парусники, марлин и др. Многие виды ярко окрашенных мелких окунеобразных содержат в аквариумах, например макроподов (*Macropodus*), петушков (*Betta*), гурами (*Osphronemus gorami*) из лабиринтовых, скалярий (*Pterophyllum scalare*) из цихлидовых и т. п.

У своеобразных представителей подотряда Присосковидные (Gobiesocoidei) голая кожа обильно выделяет слизь, брюшные плавники образуют присоску, которой рыбки прикрепляются к камням и водорослям на литорали. При отливах остаются на месте, терпимы к обсыханию. Питаются беспозвоночными, которых ловят, ползая по субстрату. Самцы охраняют икру. Ежовая уточка (*Diademichthys lineatus*) при опасности прячется между иглами длинноиглых морских ежей.

Отряд Камбалообразные (Pleuronectiformes)

Немного менее 700 видов донных рыб, распределяемых по 14 семействам. Среди них 10 видов — чисто пресноводные, и ещё 20 видов заходят в пресную воду из моря. Для адаптации к жизни на дне их тело уплощено не сверху вниз, как у скатов из хрящевых рыб, а в сагиттальной плоскости. У взрослых рыб оба глаза расположены на одной стороне головы (см. рис. 86, *10*). Обращённая к грунту сторона тела светлая, а другая окрашена, причём многие камбалы способны в зависимости от цвета грунта быстро изменять её окраску. В таком положении эти хищники подстерегают близко проплывающих рыб, собирают попавших в поле зрения донных беспозвоночных. Крупные рыбы вымётывают несколько миллионов икринок. У большинства видов икра пелагическая, развивается в верхних слоях воды. Симметричное поначалу тело вылупившихся личинок через некоторое время уплощается, за счёт неравномерного роста черепа глаз перемещается на другую сторону, молодая камбалка опускается на дно. Мелкие виды имеют 6—8 см длины и массу в несколько граммов; белокорый палтус (*Hippoglossus hippoglossus*) в предельном случае достигал длины 470 см и массы 337 кг. Связь с субстратом в некоторых семействах ослабла, специфические морфологические особенности выражены менее чётко. Так, у палтусов, которые охотятся в свободном плавании, асимметрия тела слабее как в положении глаз, так и в окраске тела. То же относится к бентофагам — морским языкам, правосторонним (из семейства Soleidae) и левосторонним (из косоротовых, Cynoglossidae). Многие виды имеют важное промысловое значение.

Отряд Иглобрюхообразные (Tetraodontiforme)

Своеобразные рыбы — чуть больше 350 видов в четырех подотрядах и девяти семействах, населяют прибрежные воды тёплых морей, немногие виды проникли в пресные воды (р. Нил, о. Чад). Гиомандибуляре и нёбная кость жёстко сращены с черепом, а предчелюстные и верхнечелюстные кости слиты между собой (другое название этих рыб — сростночелюстные). В мощные режущие пластинки срастаются у многих видов и зубы. Рот маленький. У части видов желудок чрезвычайно растяжим, и рыба может заполнять его водой или воздухом, сильно раздувая тело. Чешуйный покров у кузовковых (семейство Ostraciidae, см. рис. 86, *21*) превращён в жёсткий панцирь из многоугольных костных пластинок. У иглобрюхов (Tetraodontidae) и рыб-ежей (Diodontidae) костные пластинки разделены и несут шипы, поэтому, раздуваясь, рыба превращается в колючий шар. У спинороговидных очень сильно развиты колючки первого спинного плавника. Большинство имеет 10—40 см длины, но немногие виды достигают громадных размеров. Так,

ведущая пелагический образ жизни луна-рыба (*Mola mola*; см. рис. 86, *14*) бывает свыше 3 м длиной и массой около 1,5 т; питается она разнообразными пелагическими животными. Большинство видов отряда ведёт придонный образ жизни. Мощный челюстной аппарат позволяет им разгрызать и раздавливать раковины моллюсков, обкусывать веточки кораллов и «выгрызать» из них живых полипов, есть ежей и морских звёзд. Немногие виды растительноядны. Половые продукты этих рыб, печень, кровь, а у некоторых кожа и даже мышцы ядовиты и способны вызвать тяжёлые пищевые отравления. Несмотря на это, некоторые виды местами используются в пищу.

Адаптации костных рыб

Одна из причин необычайно высокого биотического потенциала костных рыб — это широта диапазона доступных освоению кормов, с одной стороны, и вариантов кормового поведения — с другой. По-видимому, подавляющее большинство костных рыб — хищники, хотя среди них немало растительноядных форм или видов со смешанным питанием. При этом особое устройство челюстной дуги, разделённой по центру на две взаимно подвижные половины (за исключением Dipnoi и Chondrostei) и усиленной покровными окостенениями, позволяет костным рыбам не только успешно манипулировать челюстями, но и использовать всасывающий эффект ротовой полости, возникающий при разведении в стороны суспензориев (см. с. 132) и жаберных крышек.

У многих придонных видов костных рыб, специализированных в питании крабами и моллюсками, зубы приобрели плоские давящие коронки, а на жаберных дугах развиты нижние глоточные зубы с уплощенной ребристой коронкой. Растительноядные формы также используют глоточные зубы для перетирания корма. У сростночелюстных рыб, питающихся кораллами, развивается крепкий клюв на челюстях (см. рис. 86, *21*) и пластинчатые жернова на жаберных дугах. У планктонофагов же (например, у сельдевых) на жаберных дугах формируется эффективный цедильный аппарат из жаберных тычинок.

Оборонительное поведение костных рыб включает их своевременную реакцию на приближающуюся опасность, способность к стремительному бегству от преследователя, у некоторых видов — к изменению окраски, приспосабливая её к окружающему фону, использование пассивно-оборонительных средств (шипов, прочной чешуи, костного панциря и т.п.). Распространены ядовитые железы, обычно у основания колючих плавниковых лучей, а также при шипах жаберной крышки. Свыше 700 видов рыб, особенно обитатели коралловых рифов, ядовиты при употреблении в пищу.

Особое место в оборонительном арсенале костных рыб занимают электрические органы (см. с. 146, 174).

В целом хорошо развитые органы чувств и головной мозг костных рыб обеспечивают им способность не только успешно ориентироваться в окружающей среде, но и накапливать индивидуальный опыт на основе выработки условных рефлексов, обучения. Они чётко реагируют на изменение направления и силы водных потоков, химический состав и pH водной среды, различают перепады температур с точностью до 0,03 °C, пользуются электрорецепцией. Для них характерны сложные механизмы брачного и стайного поведения с применением видоспецифических

ключевых стимулов, протяжённые миграции (в том числе иногда и по суше — у угрей, цейлонского окуня), разнообразные варианты заботы о потомстве. Но, возможно, главная особенность костных рыб, обеспечившая им эволюционный успех, — это способность вымётывать огромное количество икринок, из которых уже через несколько часов вылупляется организм, способный существовать самостоятельно и, следовательно, выбирать для себя подходящие местообитания и приспосабливаться к тем условиям, в которых он оказался.

Эволюционная история рыб

Первые палеонтологические свидетельства появления челюстноротых позвоночных относятся к верхнему ордовику — костные чешуи, принадлежавшие хрящевым рыбам. Сочленённые остатки хрящевых рыб найдены пока лишь в раннем девоне. Остатки представителей других классов рыб известны из нижнего силура.

Плакодермы (Placodermi) считаются наиболее примитивным классом рыб. Но их самые ранние находки принадлежат уже достаточно специализированным представителям. Название своё они получили за панцирь из больших пластин кости (до 5 см толщиной), покрывавший у большинства видов переднюю часть тела. Панцирь подразделён на две части, покрывавшие голову и плечевой пояс и соединённые суставом. Благодаря этому суставу верхняя челюсть заодно с черепом могла задираться вверх, а нижняя челюсть при этом выдвигалась вперёд. Внутренний скелет плакодерм был хрящевым с тонким поверхностным слоем кости. Это позволило восставить многие детали их внутреннего строения, по которому эти формы оказались очень близкими к примитивным акулам. Челюстная дуга могла крепиться к осевому черепу самостоятельно или была подвешена на подъязычной дуге. Челюстная мускулатура у всех панцирных рыб могла располагаться только с внутренней стороны челюстных костей, поскольку они, как и гиомандибуляре, входили в состав щёчного панциря. У хрящевых рыб и других высших гнатостом челюстная мускулатура располагалась с внешней стороны челюстной дуги. Вместо зубов у большинства были зубообразные костные выросты на челюстях. Признаков регулярной сменяемости зубных рядов ни у кого из представителей панцирных рыб обнаружить не удалось.

Наиболее типичные и разнообразные плакодермы — «суставношейные» — Arthrodira (рис. 89, *A*), следует упомянуть также Ptyctodontida, похожих на химер (эта группа, вероятно, обладала внутренним оплодотворением и даже рожала детенышей), Rhenanida, напоминающих скатов, и наиболее специализированных антиархов (Antiarchi). У последних туловищный панцирь увеличен (в результате даже исчезли брюшные плавники), а глаза открывались вместе с ноздрями в единое окно головного панциря. Грудные плавники также были одеты панцирем и в результате превращены в две подпорки, с помощью которых рыба ползала на мелководье. Плакодермы дожили до начала карбона.

Хрящевые рыбы (Chondrichthyes) разделяются на два подкласса Euchondrocephali (Истинно хрящеголовые) и Elasmobranchii (Пластиножаберные). Хрящевые рыбы имеют внутренний скелет без окостенений и внешний из отдельных чешуй. Все современные и почти все известные ископаемые имеют совокупительные органы и внутреннее оплодотворение.

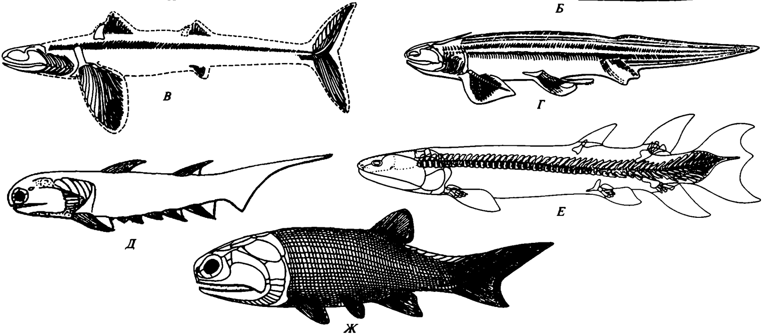


Рис. 89. Некоторые вымершие рыбы:

А — мелкий представитель группы Arthrodira класса Панцирные рыбы (Placodermi) — девонский *Cocosteus*; *Б* — девонский *Bothriolepis* из группы Antiarchi класса Панцирные рыбы; *В* — девонская акула *Cladoselache* из класса Хрящевые рыбы (Condrichthyes); *Г* — придонная акула *Xenacanthus* из ранней перми, представитель класса Хрящевые рыбы; *Д* — девонский *Climatius*, представитель класса Акантодии (Acanthodii); *Е* — *Eusthenopteron*, девонская кистепёрая рыба из группы Crossopterygii, подкласс Лопастепёрые (Sarcopterygii) класса Костные рыбы (Osteichthyes); *Ж* — *Moythomasia*, позднедевонский представитель Палеонисков — примитивных лучепёрых (Actinopterygii) из класса Костные рыбы

Подкласс Euchondrocephali характерен самостоятельной подвеской челюстной дуги к черепу (протостилия). В процессе эволюции челюстная дуга во многих линиях прирастала к осевому черепу (аутостилия в форме голостилии), потомки одной такой линии представлены современными Химеровыми, или Цельноголовыми (Holocephali), появившимися в палеонтологической летописи в позднем девоне. Для подкласса характерна крепящаяся к подъязычной дуге кожная жаберная крышка. У многих групп передние невральные дуги позвонков объединяются в синаркуалию (synarcuale), к которой крепится первый луч спинного плавника. Зубов обычно немного, они редко сменяются (либо не сменятся вообще и растут всю жизнь, как зубы химер), а у эдестид (Edestida) на подбородке имелась спираль из зубов.

Челюстная дуга пластиножаберных крепится к осевому черепу с участием подъязычной дуги (гиостилия) и иногда также самостоятельно (амфистилия). Самостоятельное крепление возможно двумя способами: к глазничной области осевого черепа (первичный способ, среди современных акул — у плащеносной акулы *Chlamydoselachus*) и к заглазничному отростку (среди современных акул — у шестижаберной *Hexanchus* и семижаберных акул, *Heptanchias* и *Notorhynchus*). Зубы у примитивных акул подобны листу каштана, то есть имеют много вершин — кладодонтные (среди современных видов подобные зубы имеет плащеносная акула). Одной из примитивных групп были Cladoselachii (рис. 89, *В*). Они отличались конечным ртом с длинными челюстями, амфистилией, парными плавниками с широким основанием, будто остатками длинной латеральной плавниковой складки (очень примитивный признак). Гетероцеркальный хвост внешне был почти симметричным. Хорда сохраняла примитивный вид без посегментных перетяжек.

Девонские акуловые сформировали, по меньшей мере, пять групп различного, иногда довольно причудливого облика (например, пресноводный придонный *Xenacanthus*; рис. 89, *Г*), но большинство из них вымерло к началу мезозоя. Начало современным акулам и скатам дала возникшая ещё в верхнем девоне прогрессивная ветвь акуловых рыб (Ctenacanthida).

Акантоды (Acanthodii; рис. 89, *Д*) легко опознаваемы по характерным шипам, расположенным у них перед каждым плавником, кроме хвостового. У примитивных силурийских представителей до пяти пар шипов лежали на линии перед брюшными плавниками. У более поздних представителей эти передние брюшные шипы исчезли, лопасти плавников увеличились. В большинстве это были некрупные пресноводные формы, хотя некоторые — длиной до 2 м. Обтекаемая форма тела выдаёт в них активных пловцов. Тело акантод обычно было защищено ромбическими костными чешуями, напоминающими ганоидные. Голову акантод покрывала мелкая мозаика из костных накладных пластинок, не совпадающая с таковой костных рыб. Характер подвески челюстей неясен, вероятно верхняя челюсть крепилась не только самостоятельно, но и связками на подъязычной дуге. На последней крепилась жаберная крышка из многочисленных узких пластинок.

У примитивных родов она прикрывала лишь низ всех жаберных щелей, верх же каждой жаберной щели прикрывала собственная жаберная крышечка. На челюстях чаще всего сидели сросшиеся группы зубов или поперечные зубчатые пластинки без признаков регулярной смены. Челюстные мышцы располагались на обеих сторонах челюстной дуги.

Акантод считают предковой группой для костных рыб. Сходство этих групп в строении черепа, парных плавников и покровов может отражать их достаточно тесное генетическое родство.

Костные рыбы (Osteichthyes) появились в палеонтологической летописи в раннем силуре, с конца силура можно различить подкласс Лопастепёрые (Sarcopterygii) и подкласс Лучепёрые (Actinopterygii).

В девоне две эти группы составляли основу пресноводной фауны, соседствуя с акантодами, плакодермами и панцирными бесчелюстными; хрящевые же рыбы уже тогда были преимущественно морскими.

На фоне типичных для челюстноротых признаков, общих с хрящевыми рыбами, костных отличают наличие замещающих и покровных окостенений; космоидных, ганоидных или костных чешуй; костной жаберной крышки; луковицы аорты (у высших костистых рыб); плавательного пузыря или лёгких; у большинства — тропибазального черепа. Верхняя челюсть, помимо крепления подъязычной дугой, в примитивном случае крепится самостоятельно в обонятельной области и к основанию черепа.

Лопастепёрые (мясистолопастные) рыбы как предполагаемая предковая группа для четвероногих занимают особое положение в филогении позвоночных. Первые остатки рыб этой группы найдены в конце силура. Тело древних лопастепёрых было покрыто толстыми ромбическими космоидными чешуями (см. с. 143, см. рис. 81, *Б*). Полости, располагавшиеся между зубчиками косминового слоя и открывавшиеся наружу порами, предположительно вмещали лоренциниевы ампулы (электрорецепторы). В ходе эволюции наружный, косминовый, слой постепенно редуцировался и у современных представителей практически полностью исчез.

Парные конечности имели крупную покрытую чешуёй мясистую лопасть с хорошо развитым внутренним скелетом. Спинных плавников было два.

Примитивные лопастепёрые имеют характерную двублочность мозгового черепа, когда передняя часть его способна задираться, раскрывая пасть навстречу добыче.

Лопастепёрые разделяются на рипидистий (Rhipidistia), существовавших до перми, преимущественно пресноводных, и ряд мелких групп, наиболее крупная из которых — это целаканты (Coelacanthini s. Actinistia), с конца девона перешедшие в моря. Одна из групп рипидистий в самом раннем девоне дала двоякодышащих (Dipnoi) (см. рис. 86, *2*). Всех лопастепёрых, кроме двоякодышащих, называют кистепёрыми (Crossopterygii) (см. рис. 86, *1*).

Покровные окостенения крыши черепа и нёбного свода у ранних форм образовывали мелкую мозаику, которая в ходе эволюции постепенно укрупнялась, приобретала более чёткий и постоянный рисунок. Парные наружные ноздри были связаны носовыми ходами с внутренними ноздрями — хоанами (но не у целакантов, включая латимерию), отчего лопастепёрых рыб называют также хоановыми (Choanichthyes). Предполагается, что внутренние ноздри первоначально у рыб служили для принудительного омывания обонятельного эпителия сквозным потоком. Хвостовой плавник, как и у многих других девонских рыб, был сначала гетероцеркальным, но потом стал симметричным (как внешне, так и внутренне — дифицеркальным).

Уже с середины девона между двоякодышащими и кистепёрыми сформировались очевидные различия, прежде всего, под влиянием пищевой специализации.

В девоне же появились представители другого подкласса костных рыб — Лучепёрые (Actinoterygii). Ранних лучепёрых, судя по остаткам посредственной сохранности, многочисленных и разнообразных объединяют в группу Костнохрящевые, или Хондростеи (Chondrostei), в основном принадлежащих условно трактуемому отряду Палеонискообразные (Palaeonisciformes; рис. 89, *Ж*). Он процветал с каменноугольного периода по юрский, но едва дожил до мела. Почти все его представители были мелкими рыбами с обтекаемым телом, покрытым ганоидными чешуями. Хвост обычно был гетероцеркальным. В парных плавниках уже доминировала кожная лопасть с лепидотрихиями, однако грудной плавник имел также достаточно выраженную мясистую лопасть. Покровные окостенения крыши черепа и нёбного свода у них внешне соответствовали таковым современных костных рыб и наземных позвоночных. На протяжении длительной эволюции палеонисков наметились важные преобразования черепа, вполне завершённые у большинства современных лучепёрых. У ранних палеонисков, таких как *Chierolepis*, челюстной сустав был расположен далеко позади, длина ротовой щели очень велика, жаберная крышка узка и оперкулярная полость под ней фактически отсутствует. У поздних же представителей отряда челюстной сустав располагается дальше впереди, отчего сплошная щека удлинена, а ротовая щель укорочена и в целом смещена вперёд. Позади челюстного сустава сформирована оперкулярная полость, площадь жаберной крышки увеличена, вероятно, установилось оперкулярное дыхание. После того как гиомандибуляре и первичная верхняя челюсть стали двигаться совместно, они оказались взаимно неподвижными и срослись воедино, образовав жесткий «суспензорий». Возможно, это способствовало разрушению дублировавшего суспензорий наружного щёчного панциря и освобождению предчелюстной и верхнечелюстной костей от жесткой связи с остальным покровным черепом.

До современности дожили две группы костнохрящевых: африканские многопёровые (Polypteriformes; см. рис. 86, *3*) и осетровые рыбы (Acipenseriformes).

В начале мезозоя на смену палеонискам пришли многочисленные более прогрессивные ветви, которые относят к неоптеригиям (Neopterygii), буквально — новопёрым. Многочисленных представителей этой группы, живших в мезозое, прежде объединяли в инфракласс Костные ганоиды (Holostei), который ныне, с учётом накопившихся данных, формально упразднён в качестве монофилетического таксона. Составляющие группу неоптеригий ветви обособились от палеонисков ещё в конце палеозоя, но наибольшего разнообразия форм она достигла в конце триаса и особенно в юре. Ранние ганоиды отличались равнолопастным хвостовым плавником (свидетельством нейтральной плавучести), что позволяет предполагать наличие у них плавательного пузыря; их тело было покрыто толстой ганоидной чешуёй.

В меловом периоде костные ганоиды были почти полностью вытеснены более прогрессивными костистыми рыбами (Teleostei), до современности дожили лишь несколько видов из отрядов Панцирникоораные (Lepisosteiformes) и Амиеобразные (Amiiformes). Наиболее ранними преставителями отдела Костистые считают фолидофорид (семейство Pholidophoridae), мелких веретеновидных рыбок, живших с позднего триаса по раннюю юру. Вероятно, это были хищники, некоторые — с ромбовидной чешуёй и даже с остатками ганоина. В юре их сменили лептолепиды (семейство Leptolepidae), также мелкие и ещё более походившие на современных костистых. Последние возникли в результате радиации юрских лептолепид, породившей несколько крупных ветвей. Это представленные ныне подотделы, или

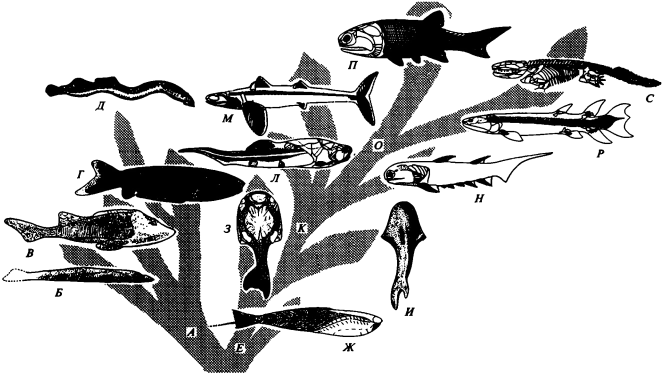


Рис. 90. Схема эволюционных отношений между группами первично-водных позвоночных:

А — бесчелюстные класса Одноноздрёвые (Monorhina); *Б* — подкласс Галеаспиды (Galeaspida); *В* — подкласс Костнопанцирные (Osteostraca); *Г* — подкласс Беспанцирные (Anaspida); *Д* — класс Круглоротые (Cyclostomata); *Е* — бесчелюстные класса Двуноздрёвые (Diplorhina); *Ж* — арандаспиды (Arandaspida); *З* — прочие инопанцирные (Heterostraca); *И* — подкласс Телодонты (Thelodonta); *К* — раздел Челюстноротые (Gnathostomata); *Л* — класс Панцирные рыбы (Placodermi); *М* — класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes); *Н* — класс Акантодии (Acanthodii); *О* — класс Костные рыбы (Osteichthyes); *П* — подкласс Лучепёрые рыбы (Actinopterygii); *Р* — подкласс Лопастепёрые рыбы (Sarcopterygii); *С* — класс Амфибии (Amphibia)

когорты (см. ранее) Osteoglossomorpha, Elopomorpha, Clupeomorpha и Euteleostei. Общая картина исторического развития первично-водных позвоночных представлена на рис. 90.

Поведение, хозяйственное значение и охрана рыб

Рыбы, прежде всего костистые, наделены разнообразными и весьма совершенными рецепторными системами, а также достаточно развитой высшей нервной деятельностью, что лежит в основе их весьма разнообразных и сложных поведенческих реакций, определённо сыгравших не последнюю роль в достижении эволюционного успеха группы. Способность рыб различать стимулы разных модальностей (различной физической природы), мгновенно реагировать на меняющуюся обстановку, успешно использовать как сложные последовательности инстинктивных поведенческих актов, так и накопленный индивидуальный опыт дают им возможность формировать многоступенчатые иерархические системы, регулировать межвидовые и внутрипопуляционные отношения, использовать разнообразные механизмы индивидуальной и групповой защиты и т.д.

Экспериментальное изучение поведения трески и трёхиглой колюшки показало, что у рыб существует обширный набор так называемых «релизеров» (т. е. сигналов, высвобождающих определённые ответные реакции). Эти особые стимулы, кодируемые окраской тела, позами, последовательностью движений, звуками и т.д., согласуют, например, брачное поведение партнёров, групповое поведение в стайных скоплениях и т.п. Это тем более важно, что стайные скопления могут объединять свыше 15×10^7 особей (например, у сельди), и согласованное поведение в этом случае является залогом успеха при совместной защите, миграциях, питании, размножении. Характерно, что подобные скопления могут быть разновозрастными, состоять из особей разного размера, наделённых разным уровнем высшей нервной деятельности. Поскольку рыбы относятся к животным с постоянным ростом, то у их мальков число нейронов в головном мозге существенно уступает таковому взрослых особей, и поведение выглядит значительно более стереотипным, чем у особей из старших возрастных групп. Например, у молодых сельдей количество нейронов в головном мозге не превышает $3,5 \times 10^5$, тогда как у наиболее старых особей оно возрастает до 11×10^6, чем и объясняют способность взрослых особей у многих видов вырабатывать сложные условные связи, в том числе и условные рефлексы второго порядка (условный стимул подкрепляется условным раздражителем). Способность же рыб улавливать малейшие изменения в скорости течений, давлении, температуре, солёности и pH воды, несомненно, обеспечивает им успех в выборе подходящих местообитаний. Вероятно, эти же сенсорные механизмы лежат в основе сезонных и репродуктивных миграций рыб, хоминговых реакций (помогающих возвращаться в родные места), пищедобывательного поведения и т.д.

Известно, что многие виды лососей совершают анадромные (против течения) нерестовые миграции в верховья рек после нескольких лет нагула и созревания в море, куда молодь скатывается вскоре после выклева. Во время морской фазы роста и развития лососи преодолевают многие тысячи километров в океане, но на нерест они возвращаются в те же реки, где родились сами. При этом некоторые виды (например, сёмга, *Salmo salar*; см. рис. 81, *6*) совершают нерестовые мигра-

ции неоднократно в течение своей жизни, другие (6 видов тихоокеанских лососей) по завершении нереста погибают. Возвращаясь к месту своего рождения (к «дому»), лососи руководствуются специфическим запахом водной растительности и почвы, характерным для «своего» нерестилища. Молодь лососей импринтирует (запечатлевает) эти обонятельные стимулы своего «дома», а затем, скатываясь в океан, — такие же стимулы и в воде притоков, впадающих в основное русло реки. Возвращаясь же через 4—5 лет на нерест, взрослые особи руководствуются обратной последовательностью запечатлённых ориентиров, что и приводит их к месту собственного появления на свет. Как правило, некоторое количество половозрелых особей сбивается с курса, что обеспечивает видам некоторое перемешивание популяций и освоение новых водоёмов.

Впрочем, даже у оседлых видов рыб существует привязанность к определённому участку акватории, которого они могут придерживаться на протяжении нескольких лет, опознавая его по каким-то конкретным признакам. Так, наблюдение за мечеными взрослыми особями американского окуня в двух реках штата Индиана показало, что 4/5 меченых рыб оставались в пределах места их поимки на протяжении, по крайней мере, четырех лет. Более того, будучи перемещёнными в другие участки речного бассейна, меченые особи всегда возвращались на свой участок.

Рыбы хорошо запоминают внешние ориентиры своих привычных местообитаний и придерживаются их, подавляя дезориентирующее влияние значительных изменений в окружающей обстановке в ходе сезонных изменений гидрологического режима водоёмов, вегетации водных растений, скорости течения воды и т. д. Эксперименты с дрессировкой различных видов речных рыб (плотвы, пресноводных камбал, колюшек, бычков и т. п.) наглядно показали, что рыбы способны чётко распознавать размеры, форму, окраску и другие особенности окружающих их предметов, используя их как ориентиры, чтобы оставаться на месте, удерживаясь против течения. К этому надо прибавить и способность рыб тонко различать обонятельные стимулы, исходящие как от рыб других видов, так и от различных водных растений.

Способность возвращаться на свой участок, по-видимому, имеет видоспецифические ограничения. Так, в опытах на Бермудах было показано, что взрослые особи двух видов груперов, перемещённые на расстояние в несколько сотен метров с одного кораллового рифа на другой, неизменно возвращались на место своего постоянного обитания. Однако в аналогичных экспериментах рыбы-ангелы и рыбы-бабочки, которые обычно живут парами, никогда не возвращались на свой риф. Столь же неспособными к хомингу оказались и некоторые виды (например, рыбы-белки, *Holocentrus*) с ночной активностью.

Поразительно, что некоторые виды бычков (например, бычок-батигобиус, *Bathygobius soporator*), обитающие в приливно-отливной зоне, во время отлива не удерживаются в «чужих» лужицах на берегу и возвращаются в «свой» крошечный водоём, даже если он невидим за грядами камней и песка, которые надо преодолеть на пути к «дому».

В опытах на меченых особях *Roccus chrysops* в озере Мендота (штат Висконсин) были предприняты попытки выяснить механизмы поиска места нереста, расположенного на небольшом участке у северного берега озера площадью в 39,4 км^2. Помеченных особей выпускали в разных местах озера, снабдив поплавками на нитке, чтобы за перемещением рыбок можно было наблюдать с расстояния. В солнечную погоду все выпущенные особи первоначально направлялись на север, достигнув

северного берега, начинали искать нерестилище, перемещаясь вдоль береговой линии. Плохая видимость мешала подопытным особям искать северный берег. А при блокировании их обонятельной системы они оказались неспособными отыскать само нерестилище.

В опытах с мечеными взрослыми особями ряда видов дальневосточных лососей обнаружена их способность выбирать нужный азимут движения в океане, в том числе и в пасмурную погоду, и по ночам.

Приведённые примеры наглядно показывают, что рыбы способны осваивать присущую им среду обитания и размещённые в ней ресурсы с необычайной эффективностью, что, в сочетании с высокой плодовитостью, несомненно, определяет и огромную численность многих видов рыб. Посчитано, например, что у восточного побережья США за четыре промысловых месяца вылавливается около 10×10^9 особей луфаря — исключительно прожорливого вида, съедающего, как полагают, за этот же срок около 10×10^{12} своих жертв. Это лишний раз говорит о чрезвычайной продуктивности моря и, в частности, населяющих его рыб, причем главным образом костистых.

Но продуктивность океана не однородна на всем пространстве акватории. В основе этой продуктивности, естественно, лежит фотосинтез, который осуществляется преимущественно диатомовыми водорослями и происходит на глубинах до 200 м. Интенсивность этого процесса при прочих равных условиях сильно зависит от присутствия минералов, прежде всего фосфора, азота и кремния. Эти минералы, вовлечённые в процессы круговорота, освобождаются микроорганизмами-редуцентами и скапливаются у дна. На относительно небольших глубинах, в области материкового шельфа они остаются в пределах активной зоны, но над абиссалью выходят из неё и могут вернуться в результате подъёма глубинных вод (апвеллинга), который происходит лишь при определённых конкретных условиях. Во-первых, перемешиванию способствует зимний ледовый покров, под которым образуются порции самой плотной, относительно тяжёлой воды (охлаждённой и более солёной — из-за вымораживания). Погружаясь, она вытесняет наверх глубинные воды. В других местах они замещают поверхностные слои, «расступающиеся» под влиянием нескольких крупных морских течений, которые направлены к экватору вдоль меридианов и отклоняются к западу под действием кориолисовых ускорений. Перуанское течение порождает мощную зону апвеллинга у берегов Чили, Бенгельское течение у берегов Намибии, Канарское — западнее Сахары. По аналогичным причинам в зоне экватора возникают небольшие разрывы пассатных течений.

Рыболовство — вероятно, наиболее продуктивный способ добычи пищевых ресурсов для человечества, получаемых из некультивируемых источников. Как показывают археологические раскопки, рыбьи кости встречаются среди кухонных отходов ещё на палеолитических стоянках древнего человека. Судя по древним наскальным рисункам и настенному иероглифическому письму египтян, уже за 20 веков до новой эры люди умели использовать для рыбной ловли гарпуны, сети, плетёные ловушки и удочки с крючком и леской. Однако настоящий рыбный промысел развивался параллельно с совершенствованием морского судоходства и технических средств для массового вылова рыбы. Уже с IX в. бретонцы, а несколько позже и голландцы, немцы и англичане научились вылавливать большие количества сельди, заготавливая рыбу впрок сначала в сушёном, а позже в солёном и копчёном виде. С XV в. между норманнами, англичанами, испанцами и

португальцами зародилось соперничество за добычу трески в северной Атлантике. И уже к концу XIX века обнаружились первые признаки чрезмерной эксплуатации морских рыбных ресурсов, что привело к созыву в 1899 г. первой международной конференции по разработке методов рационального использования продуктов моря и координации исследований биологии морских рыб усилиями стран-участниц конференции.

К началу 1970-х годов морской промысел рыбы достиг такого размаха, что пришлось вводить ограничительные и запретительные меры на лов рыбы в пределах наиболее продуктивных зон Мирового океана — в так называемой шельфовой зоне, которая может включать прибрежные воды в пределах 12, 20 или даже 200-мильной удалённости от берега.

В настоящее время разработаны международные нормы (квоты) вылова рыбы, выполнение которых контролируется оборотом торговых бирж, рынков и перерабатывающих предприятий по всему миру.

Компенсировать последствия подобного размаха рыболовной индустрии может до некоторой степени как промышленное разведение рыбы в специальных водоемах (прудовое хозяйство), так и пополнение речных и озёрных рыбных ресурсов за счёт искусственного разведения молоди рыб некоторых видов с их последующей реинтродукцией в автохтонные (исходные) или новые водоёмы. Судя по некоторым документам, разведение рыбы с применением искусственного оплодотворения практиковалось в Китае уже около 2000 г. до н. э., а со средних веков получило широкое распространение и в Европе. Считается, что в настоящее время около 10 % пресноводных акваторий используется в мире для искусственного разведения рыбы, причём своей продуктивностью подобные хозяйства намного превосходят естественные водоёмы.

Однако конфликт между техническим прогрессом и стремлением к охране природных ресурсов, в том числе рыбных запасов, неуклонно нарастает. Особенно это сказывается на пресноводной ихтиофауне, существенный урон которой наносят гидротехнические сооружения, сплав леса, загрязнение вод промышленными стоками, ядохимикатами и т. п. И в наибольшей степени от этого страдают проходные формы ценных пород рыб. Например, показано, что на северо-западном побережье США нормальному размножению анадромных тихоокеанских лососей огромный ущерб, помимо перечисленных факторов, наносят возведенные здесь 50 гидроэлектростанций, которые не только препятствуют движению взрослых особей к местам нереста, но и физически уничтожают молодь рыб, попадающую в турбины при своем скатывании к океану. Кроме того, они превращают реки в системы слабо проточных каскадов озёр, в которых заиляются нерестилища, накапливаются загрязнители, нарушается естественная пищевая база развивающихся мальков. В результате, как показывают статистические данные, за последние 150 лет количество рыбы в реках этого региона сократилось до 3 % от исходной численности.

Аналогичные проблемы существуют и в России. Особенно это касается ценных промысловых рыб волжского бассейна, где построен каскад мощных электростанций, препятствующих нормальному воспроизводству, прежде всего, проходных форм осетровых.

На Дальнем Востоке, где количество гидротехнических сооружений пока ещё относительно невелико и где на протяжении уже более полувека ведётся работа по восполнению рыбных ресурсов за счёт деятельности специализированных рыбо-

заводов, выявилась другая опасная тенденция. Ограниченность набора производителей при разведении рыбы привела к снижению генетического разнообразия искусственных популяций. Помимо тихоокеанских лососей эта тенденция уже проявилась на примере сёмги и американского стальноголового лосося.

До распада СССР входил в число ведущих держав по объёму рыбного промысла. К концу 80-х годов XX в. объём промыслового лова в рамках бывшего СССР достигал 9—10 млн т рыбы в год, что составляло около 10 % от мирового уровня. В начале 90-х годов уровень ежегодной добычи рыбы в России составлял уже 4—5 млн т, из которых 300—370 тыс. т/год приходится на внутренние водоёмы.

В современных условиях наибольшую опасность для рыбных запасов России создаёт так называемый «неучтённый лов» (браконьерство, теневая торговля рыбой, отсутствие учёта в выдаче лицензий, контроля за выполнением определённых квот и т.д.). Кроме того, отсутствие мониторинга природных популяций рыб, контроля за их эксплуатацией, истощительная добыча рыбы всеми возможными способами (в том числе бесконтрольный сетевой лов, применение «электроудочек» и т.п.) лишают соответствующие службы возможности вести статистический учёт вылова, планировать его объём, биотехнические и охранные мероприятия, проводить необходимые научные исследования. И хотя в последние годы в связи со спадом промышленного и сельскохозяйственного производства, а заодно и уменьшением загрязняющих стоков, особенно на малых реках центра России, объективно создаются благоприятные экологические условия для восстановления видового разнообразия и численности рыбы, бесконтрольный хищнический лов сводит на нет эти положительные тенденции. По данным Рыбнадзора, уровень подобной истребительной деятельности в 5—10 раз превышает объём легального промыслового лова. В этих условиях насущной задачей является налаживание контроля за ловом рыбы, разработка мероприятий по восстановлению рыбных ресурсов, а также создание структур, ответственных за планирование и рациональную организацию рыбного промысла на научной основе.

КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ, ИЛИ АМФИБИИ (AMPHIBIA)

Характеристика класса

Земноводные — первый класс наземных позвоночных, и в их организации соединяются, с одной стороны, прогрессивные свойства, связанные с завоеванием наземной среды обитания, а с другой — некоторые черты, сохранившиеся от рыбообразных предков и свидетельствующие о неполноте наступивших перемен.

Покинув водную среду, земноводные оказались под действием ничем не компенсированной силы тяжести и выработали принципиально иной, чем у рыб, способ передвижения — при помощи рычажных конечностей (так называемых пятипалых), сформировавшихся из парных плавников. При этом пояс задних конечностей получил прочное крепление на позвоночнике — к крестцовому позвонку. Сформировалась адаптация к выполнению необходимых при кормёжке движений головы (в том числе тонких) не вместе с туловищем, а относительно него, в связи с чем один позвонок превратился в шейный. В позвоночнике амфибий из туловищного отдела выделились шейный и крестцовый, всего их стало

четыре, а не два, как у рыб. Воздушная среда создала новые условия дыхания. Отказ от жаберного дыхания привёл к определённому упрощению конструкции висцерального черепа, в частности к самостоятельному креплению челюстной дуги на мозговом черепе, т. е. к аутостилии. Появились лёгкие как специализированный орган воздушного дыхания, вследствие этого в кровеносной системе возник второй круг, в сердце — два предсердия; кровообращение стало смешанным. Воздушная среда резко изменила условия восприятия звуков и в ответ на это сформировался новый отдел — среднее ухо с барабанной перепонкой и слуховой косточкой, стременем. Шаг вперёд сделан амфибиями и в развитии головного мозга — их передний мозг разделён щелью на два полушария.

Выход амфибий на сушу не порвал их архаичных связей с водной средой. Как правило, их индивидуальное развитие включает стадию водной личинки и метаморфоз. Их голая кожа проницаема для воды и тем самым для газов, что позволяет осуществлять эффективное кожное дыхание, но заставляет держаться возле воды или во влажных биотопах, иначе животные быстро обезвоживаются. Эта трудность неизбежна из-за отсутствия грудной клетки и обусловленного этим несовершенства лёгочного дыхания, которое не может покрыть всей потребности организма в газообмене.

Постоянно влажная кожа амфибий отражает ещё одну их особенность — водный тип обмена веществ, который рассчитан на избыток воды во внешней среде; их туловищная почка есть орган выведения воды.

Организация амфибий

Из трёх групп современных амфибий наиболее типичной моделью первого наземного позвоночного резонно считать хвостатых земноводных. Однако по распространению, разнообразию и практической доступности первое место занимают лягушки. Поэтому и здесь в качестве основного объекта для рассмотрения организации амфибий принята травяная лягушка (*Rana temporaria*).

Внешнее строение. Несмотря на отмеченные достоинства лягушки как модельного представителя амфибий, полезно помнить, что её внешнее строение нетипично для примитивных наземных позвоночных, обладателей длинного туловища и хвоста. Строение тела лягушки испытало на себе сильное влияние используемого ею способа передвижения прыжками. У неё короткое и широкое туловище, хвоста нет, а шея незаметна (рис. 91, *А*). Конечности кажутся довольно длинными, особенно задние. Голова широка и сплюснута сверху вниз, прорезана длинной ротовой щелью. По бокам головы расположены крупные глаза, сильно выступающие вверх, но втяжные, способные погружаться в глазницу. Имеются веки — верхнее, нижнее и за нижним веком ещё третье, или мигательная перепонка. Позади глаза на каждой стороне виден круглый участок кожи, обведённый ободком, — барабанная перепонка. Перед глазами на краях верхней стороны головы располагается пара ноздрей. На передних конечностях по четыре свободных пальца, на задних — по пять пальцев, которые соединены плавательной перепонкой. Всё тело лягушки покрыто нежной, гладкой и постоянно влажной кожей, когтей на пальцах нет.

Кожные покровы. Нежная и влажная кожа лягушки не имеет ни костных чешуй, ни крупных роговых образований, но один слой ороговевших клеток на

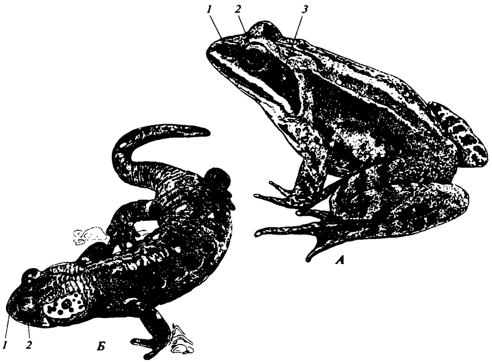


Рис. 91. Представители современных амфибий:

А — сибирская лягушка (*Rana amurensis*); *Б* — кавказская саламандра (*Mertensiella caucasica*); *1* — наружная ноздря; *2* — глаз; *3* — барабанная перепонка

поверхности эпидермиса всё же есть, он защищает расположенные под ним живые клетки, но делает невозможной секрецию одноклеточных кожных желёз. Поэтому лягушка обладает только сложными, многоклеточными кожными железами. Они возникают в эпидермисе, но в ходе развития погружаются из него в кориум, имеют полость внутри массы секреторных клеток, более или менее длинный выводной проток и тонкую оболочку из гладких мышечных волокон, способную контролировать выделение содержимого. Большинство желёз — слизистые, увлажняющие поверхность кожи, но есть и белковые, например ядовитые. В соответствии с дыхательной функцией, которую выполняет кожа, кориум богат кровеносными капиллярами. Кожа лишь местами прочно прикреплена к лежащим под ней мышцам, а на большей площади легко отслаивается от них, оставляя свободные пространства — лимфатические мешки.

Скелет. *Осевой скелет* лягушки чрезвычайно укорочен (рис. 92), содержит всего 9 позвонков (*23—25*), а хвостовые позвонки заменены в нём единой косточкой — уростилем (urostyl; *22*), который не выступает за пределы туловища. Тела позвонков процельны, они сочленяются между собой суставами с передневогнутой поверхностью. Верхние дуги позвонков несут короткие остистые отростки, а вперёд и назад от основания каждого выступают сочленовные отростки, соединяющие дуги соседних позвонков и тем укрепляющие позвоночный канал — вместилище для спинного мозга. В бока от основания верхней дуги

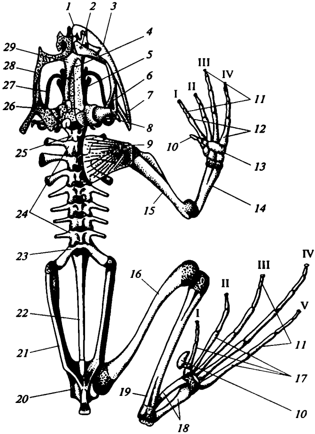


Рис. 92. Скелет лягушки. Вид сверху; на левой стороне черепа покровные кости удалены:

1 — предчелюстная кость; *2* — носовая кость; *3* — верхнечелюстная кость; *4* — лобнотеменная кость; *5* — пластинка подъязычного аппарата; *6* — чешуйчатая кость; *7* — квадратно-скуловая кость; *8* — стремя; *9* — надлопаточный хрящ; *10* — предпервый палец; *11* — фаланги пальцев; *12* — пясть; *13* — запястье; *14* — комплексная кость предплечья; *15* — плечевая кость; *16* — бедренная кость; *17* — плюсна; *18* — специализированные кости предплюсны; *19* — комплексная кость голени; *20* — седалищная кость; *21* — подвздошная кость; *22* — уростиль; *23* — крестцовый позвонок; *24* — туловищные позвонки; *25* — шейный позвонок ; *26* — переднеушная кость; *27* — передний рожок подъязычного аппарата; *28* — нёбноквадратный хрящ; *29* — клиновидно-обонятельная кость

отходят поперечные отростки. Шейный позвонок поперечных отростков лишён, как и передних сочленовных, но имеет впереди пару неглубоких суставных впадин для сочленения с затылочными мыщелками черепа. Туловищные позвонки (семь) построены наиболее типично. К поперечным отросткам единственного крестцового позвонка (*23*) прикреплён пояс задних конечностей. У лягушки нет рёбер, но есть другие элементы, которые развиваются из материала миосепт и принадлежат осевому скелету. Это непарные грудина и предгрудина, которые срастаются с плечевым поясом.

Череп лягушки представляет собой единый комплекс (рис. 93) мозгового черепа, висцерального и кожного скелета. Лишь немногие его части сохраняют

ту или иную степень самостоятельности. Но при рассмотрении черепа выгодно проследить отдельную судьбу каждого компонента. Особого внимания заслуживает специфическая общая форма черепа, очень широкого, сплющенного сверху вниз. Такая форма повышает производительность ротоглоточной полости в качестве нагнетального насоса, который у земноводных при отсутствии грудной клетки служит единственным средством вентиляции лёгких.

Осевой череп всех современных земноводных относится к платибазальному типу (череп с широким основанием: мозг располагается между глазницами). В стенках черепной коробки много хряща и всего несколько замещающих окостенений. Это парные боковые затылочные кости (exoccipitale; рис. 93, *8*), они обрамляют затылочное отверстие и образуют пару крупных затылочных мыщелков (condylus occipitalis; *9*) для сочленения черепа с шейным позвонком. Слуховые капсулы окостеневают лишь парой переднеушных костей (prooticum; *12*), а часть черепной коробки между глазницами, охватывающая мозг, образована клиновидно-обонятельной костью (sphenethmoideum; *14*). Впереди от глазниц обонятельная капсула остаётся хрящевой.

Покровные кости черепной коробки, как и у костистых рыб, сохраняют лишь малую долю того набора, который формировал сплошной панцирь у предков (см. рис. 110, *Б*, *Е*). У лягушки задние кости крыши черепа слиты в парную лобнотеменную кость (frontoparietale; см. рис. 93, *15*), впереди которой располагается пара носовых костей (nasale; *22*). Снизу основание черепа прикрыто крупным, как и у рыб, крестовидным парасфеноидом (parasphenoideum; *5*), а носовые капсулы —

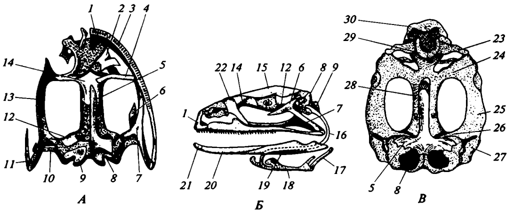


Рис. 93. Череп лягушки:

А — вид снизу; на правой половине черепа сняты почти все покровные кости; *Б* — вид сбоку, с нижней челюстью и подъязычным аппаратом; *В* — череп головастика, вид снизу; *1* — предчелюстная кость; *2* — сошник; *3* — верхнечелюстная кость; *4* — нёбная кость; *5* — парасфеноид; *6* — чешуйчатая кость; *7* — крыловидная кость; *8* — боковая затылочная кость; *9* — затылочный мыщелок; *10* — стремя; *11* — квадратноскуловая кость; *12* — переднеушная кость; *13* — нёбноквадратный хрящ; *14* — клиновидно-обонятельная кость; *15* — лобнотеменная кость; *16* — передний (гиоидный) рожок; *17* — задний рожок; *18* — подъязычный аппарат; *19* — угловая кость; *20* — зубная кость; *21* — подбородочная кость; *22* — носовая кость; *23* — меккелев хрящ; *24* — нёбный отросток нёбноквадратного хряща; *25* — квадратный отдел нёбноквадратного хряща; *26* — восходящий отросток нёбноквадратного хряща; *27* — ушной отросток нёбноквадратного хряща; *28* — область трабекулы; *29* — инфраростральный хрящ (личиночная нижняя челюсть); *30* — супраростральный хрящ (личиночная верхняя челюсть)

парным сошником (vomer; *2*), несущим зубы. К боковой стороне слуховой капсулы прирастает чешуйчатая кость (squamosum; *6*), прикрывающая задний конец нёбноквадратного хряща (см. ниже) и образующая скуловой отросток. Наконец, квадратно-скуловая кость (quadratojugale; *11*) образует нижнюю височную дугу.

Висцеральный череп существенно изменён по сравнению с его состоянием у костных рыб. Вследствие наступившей аутостилии гиомандибуляре превращено в слуховую косточку, а остаток подъязычной дуги и жаберные дуги — в плоский подъязычный хрящ. Первичная верхняя челюсть представлена нёбноквадратным хрящом (palatoquadratum; *13*), который прирастает впереди к обонятельной капсуле, а позади — к слуховой капсуле, как это естественно при аутостилии. Впереди на него налегает снизу небольшая поперечно ориентированная нёбная кость (palatinum; *4*), а на задние две трети — крыловидная кость (pterygoideum; *7*). Вторичная верхняя челюсть, реально схватывающая добычу, образована небольшой предчелюстной костью (premaxillare; *1*) и крупной верхнечелюстной (maxillare; *3*), к которой прирастает сзади упомянутая квадратноскуловая кость.

Нижняя челюсть лягушки образована меккелевым хрящом (cartilago Meckeli; *23*) и двумя покровными костями. Меккелевы хрящи обеих сторон соединены в общую дугу и формируют в области подбородка маленькую подбородочную кость (mentomandibulare; *21*). Задняя часть хряща, включая и поверхность в челюстном суставе, прикрыта угловой костью (angulare; *19*), переднюю же часть хряща одевает зубная кость (dentale; *20*). В челюстном суставе угловая кость контактирует с задним концом нёбноквадратного хряща.

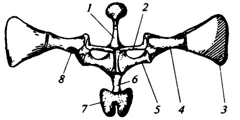
Верхнее звено подъязычной дуги (hyomandibulare) образует слуховую косточку, стремя (stapes; см. рис. 39, *5*; рис. 93, *10*), расположенную в полости среднего уха (см. рис. 39; *3*). Нижние элементы подъязычной и жаберных дуг превратились в подъязычную пластинку (см. рис. 92, *5*; рис. 93, *Б*, *18*), в основном состоящую из хряща и несущую две пары крупных рожков. Пластинка формирует твёрдое дно ротоглоточной полости. Длинные и очень тонкие передние рожки (см. рис. 92, *27*; рис. 93, *Б*, *16*), гомологичные гиоидам, плавно изгибаясь, тянутся назад и вверх к слуховым капсулам. Более короткие, толстые и к тому же костные задние рожки (см. рис. 93, *Б*, *17*), гомологи IV жаберных дуг, предоставляют место для крепления мышц, подвешивающих подъязычную пластинку к черепу.

Плечевой пояс, как и у костных рыб, подразделён на первичный и покровный. Первичный пояс состоит из замещающих костей (рис. 94) — лопатки (scapula; *4*) и коракоида (coracoideum; *5*), совместно образующих ямку плечевого сустава (*8*). Впереди к ним примыкает покровная палочковидная ключица (clavicula; *2*). Пояс включает также надлопаточный хрящ (*3*), эффективно надставляющий лопатку вверх, и хрящевой прокоракоид, прикрытый ключицей. Половинки пояса соединены между собой по средней линии. Между ними располагаются два непарных костных (замещающих) элемента с хрящевыми лопастями на концах, фактически части осевого скелета — грудина (sternum; *6*) и предгрудина (presternum; *1*). Можно отметить, что у амфибий плечевой пояс связан с позвоночником только мышцами.

Скелет свободной передней конечности у лягушки (см. рис. 92) отклоняется от типичной схемы, изложенной ранее. Как и у других амфибий, в ней отсутствует V палец. Затем сращены кости предплечья, что укрепляет их против опасных ударных нагрузок в момент приземления. В основании конечности как обычно располагается плечевая кость (humerus; см. рис. 92, *15*), а в локтевом суставе к

Рис. 94. Плечевой пояс лягушки. Вид с брюха:

1 — предгрудина; *2* — ключица; *3* — надлопаточный хрящ; *4* — лопатка; *5* — коракоид; *6* — грудина; *7* — мечевидный отросток грудины; *8* — ямка плечевого сустава



ней причленена также единая у лягушки кость предплечья (os antebrachii; *14*; результат слияния лучевой и локтевой костей). Кисть состоит из запястья (carpus; *13*) в основании ладони, пясти (metacarpus; *12*), образованной одним рядом косточек, скрытых внутри ладони, и четырёх пальцев с отдельными фалангами (phalanges digitorum; *11*).

Тазовый пояс испытал глубокое воздействие специфичного для бесхвостых амфибий способа передвижения прыжками и потому существенно отклоняется от изложенной в Общем очерке трёхлучевой конструкции. Прежде всего, таз сильно сужен в области вертлужных впадин для причленения задних конечностей и образует вокруг них вертикальный диск. Из трёх упомянутых лучей два укорочены и образуют лишь сектора диска. Это пара седалищных костей (ischium; *20*; задний сектор) и лобковый хрящ (cartilago pubis; передне-нижний сектор). Подвздошная кость (ilium; см. рис. 92, *21*), отходящая вперёд и вверх, наоборот, сильно вытянута. Благодаря подвижному сочленению с крестцовым позвонком (*23*) она способна поворачиваться относительно позвоночника, действуя аналогично звену многорычажной конечности.

Скелет свободной задней конечности, как и скелет передней, у лягушки своеобразен. В ней также слиты кости второго сегмента, но скелет стопы дополнительно расчленён. В основании конечности располагается бедренная кость (femur; см. рис. 92, *16*), к ней причленена коленным суставом кость голени (os cruris; *19*), продукт слияния большой (tibia) и малой (fibula) берцовых костей. Две косточки в основании предплюсны (tarsus; *18*) вытянуты и образуют членик многозвенной конечности, так же как скрытая в ступне плюсна (metatarsus; *17*) из длинных косточек и фаланги пяти вытянутых пальцев (phalanges digitorum; *11*). Имеются остатки дополнительного предпервого пальца, дающего опору внутреннему пяточному бугру. Длина, многозвенность и гибкость задней конечности обеспечивает протяжённую дистанцию разгона при отталкивании и плавное снятие стопы с грунта в его конце, тем самым повышая дальность прыжков.

Мышечная система имеет серьезные отличия от мускулатуры рыб, причём намного более резкие, чем у других примитивных наземных позвоночных. У лягушек гораздо слабее выражена первичная миомерия, поскольку хвост отсутствует, туловище укорочено, и очень велика массовая доля несегментированной мускулатуры конечностей. Мускулатура туловища по-новому подразделена на отдельные мышцы.

Нервная система. *Головной мозг* характерен относительно высоким развитием конечного (переднего) мозга (рис. 95), разделённого сквозной щелью на полушария (*8*), и очень малыми размерами мозжечка. Щель между полушариями (*13*) не достигает их передних концов, поскольку располагающиеся там обоня-

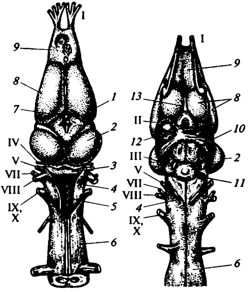


Рис. 95. Головной мозг лягушки. Вид сверху (*А*) и снизу (*Б*):

1 — промежуточный мозг; *2* — зрительная доля среднего мозга; *3* — мозжечок; *4* — продолговатый мозг; *5* — ромбовидная ямка; *6* — спинной мозг; *7* — эпифиз; *8* — полушарие конечного мозга; *9* — слитые обонятельные луковицы; *10* — воронка промежуточного мозга; *11* — гипофиз; *12* — перекрёст зрительных нервов; *13* — срединная щель; I—X — головные нервы

тельные луковицы (*9*) слиты по средней линии. Небольшой непарный участок конечного мозга позади без явных границ переходит в промежуточный мозг (*1*); на его крыше заметен эпифиз (*7*) на короткой ножке. Помимо эндокринной железы, он образует длинный стебелёк с глазоподобным органом на конце, выходящий через шов между лобнотеменными костями под кожу темени. На дне промежуточного мозга располагаются перекрёст зрительных нервов (*12*), а позади него — небольшая (в отличие от обычной для рыб) воронка (рис. 95, *10*) с гипофизом (*11*) на вершине. Зрительные доли (*2*) — пара яйцевидных вздутий на крыше среднего мозга — разделены более чётко, чем у рыб. Продолговатый мозг (*4*) — с широким открытым вверх IV желудочком (ромбовидной ямкой, *5*), передний край которого, выступающий вверх в виде бортика, представляет собой мозжечок (*3*). Его слабое развитие можно связать с простотой способа перемещения лягушки, её локомоторного поведения. Головных нервов 10 пар, как и у рыб. XI нерв, добавочный, представлен своим прототипом — слабой веточкой X нерва, а XII нерв, подъязычный, выходит уже между позвонками, как спинномозговой. Ветви лицевого (VII) и блуждающего (X) нервов, иннервирующие у рыб органы боковой линии у наземных позвоночных не развиты. Остатки жаберных ветвей блуждающего нерва представлены небольшими гортанными ветвями. Его крупная внутренностная ветвь — главный парасимпатический нерв организма.

Спинномозговых нервов у лягушки всего 10 (считая только что упомянутый прототип подъязычного). Второй и третий совместно иннервируют переднюю конечность, объединяясь в плечевом сплетении, а последние четыре нерва фор-

мируют на каждой стороне пояснично-крестцовое сплетение, иннервирующее заднюю конечность.

Симпатическая нервная система имеет центры только в спинном мозгу, основные образованные ею нервы — это два ствола, которые тянутся на протяжении туловища по бокам от позвоночника в виде цепочек ганглиев, связанных пучками волокон со спинным мозгом, между собой и с органами тела.

Органы чувств. *Орган зрения* имеет некоторые примитивные черты. Например, хрусталик как целое активно выдвигается при аккомодации мускулом-протрактором, который тем самым наводит глаз на близкую дистанцию. Но глаз лягушки обнаруживает и особенности, связанные со зрением в воздушной среде. Присутствие слёзной железы и подвижных век связано с его защитой от высыхания, а выпуклая форма роговицы придает передней камере глаза, заполненной водянистой влагой, высокую преломляющую способность на воздухе. Вклад хрусталика у лягушки (двояковыпуклого, но не шаровидного, как у рыб) наоборот меньше. Помимо шести внешних глазных мышц, известных у рыб, лягушка (как и большинство тетрапод) имеет ещё одну, которая втягивает глазное яблоко, одновременно закрывая его мигательной перепонкой.

Орган слуха у бесхвостых амфибий имеет очевидные приспособления к наземному образу жизни. Внутреннее ухо содержит два характерных невромаста — сосочки, связанные с восприятием звуков. Еще существеннее формирование нового отдела — аппарата, специализированного в восприятии звуковых волн в воздушной среде. Это среднее ухо, развитое у бесхвостых амфибий в добавок к внутреннему уху. Проблема обусловлена тем, что сжимаемая воздушная среда не может эффективно передавать колебания на несжимаемые твёрдые тела и жидкости головы животного. Среднее ухо представлено барабанной полостью (см. рис. 39), которая возникла из брызгальца рыбообразных предков и подобно ему соединена с глоткой каналом — слуховой (евстахиевой) трубой. Снаружи барабанная полость закрыта барабанной перепонкой (membrana tympani); в её середину упирается слуховая косточка, стремя (stapes, гомолог гиомандибуляре), которая противоположным концом, как поршень, вставлена в овальное окно (fenestra ovalis) в стенке внутреннего уха. Давление звуковой волны, действующее на барабанную перепонку, порождает на ней некоторое усилие, пропорциональное её площади, а стремя передаёт это усилие на перилимфу внутреннего уха, производя там гораздо большее давление, поскольку площадь овального окна относительно мала.

Таким образом, среднее ухо есть простой механический усилитель давления звуковой волны, в котором коэффициент усиления соответствует отношению площадей барабанной перепонки и овального окна.

Органы обоняния земноводных расположены в носовых мешках. Каждый снабжён двумя ноздрями — наружной и внутренней (хоаной; см. рис. 97, *1*). Это включило упомянутые полости в состав дыхательных путей и облегчило смену проб воздуха в них. Главная часть обонятельного эпителия, расположенная в верхней части полости, приспособлена к восприятию пахучих веществ из воздуха. Но в небольшой ямке на дне, постоянно заполненной слизью, располагается область обоняния в жидкой среде, как у рыб, подвергающая химическому анализу растворённые в воде вещества и посылающая в обонятельную луковицу отдельную веточку обонятельного нерва. Это якобсонов (или вомероназальный) орган, особо приуроченный к восприятию половых феромонов (специфических химических сигналов) и присущий также многим рептилиям и млекопитающим.

Органы пищеварения. За обширной ротоглоточной полостью следует пищевод, весьма короткий, поскольку коротка шея. Длинный изогнутый желудок (рис. 96, *9*), сдвинутый на левую сторону, переходит в тонкий кишечник (среднюю кишку), начинающийся, как и у рыб, двенадцатиперстной кишкой (*11*). Длинный и извитой тонкий кишечник (*12*) заканчивается резким и асимметричным расширением, переходя (точнее, впадая) в короткую заднюю (прямую) кишку (*13*), которая открывается в клоаку.

Ротоглоточная полость (рис. 97), как и у рыб, принадлежит не только пищеварительной, но и дыхательной системе, что усложняет её внутреннюю дифференциацию. Край верхней челюсти в один ряд усажен мелкими острыми зубами (*3*), прикрепленными к её внутренней стороне. Глубже имеются две группы зубов на сошниках (*2*). Непрерывно протекает процесс замещения зубов. Нижняя челюсть беззуба. По бокам от сошниковых зубов в передней части нёба расположены внутренние ноздри, хоаны (*1*). На задней части дна глотки открывается гортанная щель (*7*). В акте проглатывания участвуют твёрдые и подвижные глазные яблоки (*4*); во втянутом положении они выдаются буграми на коже нёба, помогая проталкивать добычу. В глубине полости открываются остатки брызгальца — слуховые трубы (*6*), ведущие в барабанные полости. Для захвата мелкой добычи используется клейкий манипулятор — язык (*5*). У лягушки он прикреплён к нижней челюсти в области подбородка и представляет собой мешок с мышечными стенками, наполняемый лимфой, т. е. основанный на принципе гидроскелета. Совершенно иначе устроен язык у хвостатых амфибий, сидящий на переднем конце копулы висцеральных дуг, иногда сильно вытянутой.

Крупная трёхлопастная печень лягушки (см. рис. 96, *6*) имеет жёлчный пузырь (*7*), проток которого закономерно впадает в двенадцатиперстную кишку. Совместно с ним впадает панкреатический проток от поджелудочной железы, лежащей в виде беловатого компактного лентовидного тела (*8*) между желудком

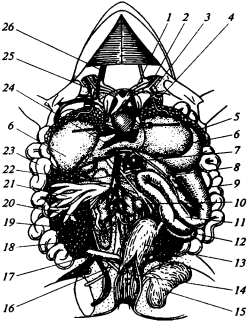
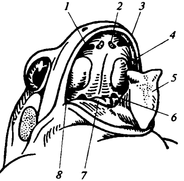


Рис. 96. Строение внутренних органов бесхвостых амфибий. Вскрытие травяной лягушки (самки). Область тазобедренных суставов удалена. Крючками растянуты стенки околосердечной сумки:

1 — общая сонная артерия; *2* — кожнолёгочная артерия; *3* — дуга аорты; *4* — воронка яйцевода; *5* — лёгкое; *6* — печень; *7* — жёлчный пузырь; *8* — поджелудочная железа; *9* — желудок; *10* — селезёнка; *11* — двенадцатиперстная кишка; *12* — тонкая кишка; *13* — задняя («прямая») кишка; *14* — клоака; *15* — мочевой пузырь; *16* — мочеточник; *17* — маточный отдел яйцевода; *18* — яичник; *19* — спинная аорта; *20* — почка; *21* — жировое тело; *22* — задняя полая вена; *23* — извитой отдел яйцевода; *24* — печёночная вена; *25* — внутренняя ярёмная вена; *26* — наружная ярёмная вена

Рис. 97. Ротовая полость лягушки:

1 — хоана; *2* — сошниковые зубы; *3* — зубы на вторичной верхней челюсти; *4* — глазное яблоко, выступающее под кожей нёба; *5* — язык; *6* — отверстие евстахиевой трубы; *7* — гортанная щель; *8* — отверстие резонатора



и двенадцатиперстной кишкой. Близ начала задней кишки располагается тёмно-красная шаровидная селезёнка (*10*).

Органы дыхания. Важный орган дыхания, присущий лягушке, как почти всем остальным наземным позвоночным — парные мешковидные лёгкие (*5*). Эти лёгкие несовершенны, гребни между ячейками на внутренней поверхности стенок низки. Еще серьёзнее отсутствие грудной клетки и тем самым эффективного механизма вентиляции лёгких. В то же время благодаря малым абсолютным размерам довольно велика площадь поверхности кожи по отношению к объёму тела, чем созданы благоприятные условия для использования кожного дыхания. Наружные ноздри у лягушки зажимаются в результате слабого смещения предчелюстных костей под действием прижимаемого с силой вверх подбородочного участка нижней челюсти. В другом случае у хвостатых земноводных ноздри зажимаются гладкими кожными мышцами. Через хоаны воздух входит в ротоглоточную полость и далее через гортанную щель в небольшую гортанно-трахейную камеру, из которой воздух непосредственно попадает в лёгкие. Источником хрящей гортани у лягушки считаются зачатки жаберного аппарата. В гортани расположены голосовые связки — складки слизистой, натяжение которых регулируется мышцами.

За отсутствием грудной клетки лягушка не может осуществлять всасывательное дыхание. Для наполнения лёгких в качестве нагнетательного насоса используется ротоглоточная полость, изменяющая объём благодаря энергичным вертикальным движениям её дна (гулярное дыхание). При энергичном опускании дна ротоглоточной полости (рис. 98, *А*) усилиями нескольких мышц воздух засасывается в

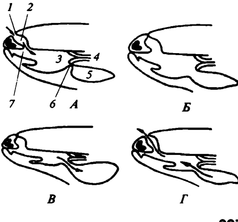


Рис. 98. Схема дыхательного аппарата лягушки (условный сагиттальный разрез). Последовательные стадии гулярного дыхания:

А — всасывание наружного воздуха в ротовую полость через открытые ноздри; *Б* — добавление туда же обогащенного углекислотой воздуха из лёгких, составление дыхательной смеси; *В* — нагнетание дыхательной смеси в лёгкие при зажатых ноздрях; *Г* — изгнание части воздуха из лёгких через ротовую полость и ноздри наружу; *1* — наружная ноздря; *2* — носовая полость; *3* — ротовая полость; *4* — пищевод; *5* — лёгкое; *6* — гортанная щель; *7* — внутренняя ноздря (хоана). Стрелками показано движение воздуха

неё через ноздри (*1*) и вступает во взаимодействие с кровью в капиллярах её слизистой. После замыкания ноздрей и раскрытия гортанной щели поднимание дна полости должно вытеснить этот воздух в лёгкие. Но на деле прежде под влиянием брюшного пресса происходит изгнание из лёгких предыдущей порции использованного воздуха (рис. 98, *Б*) и только затем в лёгкие закачивается полученная газовая смесь (рис. 98, *В*), обогащённая углекислотой. Её сберегание компенсирует существующее смещение баланса O_2 и CO_2 в пользу последнего при их встречной диффузии через влажную кожу (см. далее).

Кровеносная система. *Сердце* лягушки считается трёхкамерным, но фактически состоит из пяти отделов (рис. 99). Камерами называют правое и левое предсердия и желудочек (соответственно *2*, *3* и *8*). Кроме них имеются венозная пазуха, ведущая из вен большого круга в правое предсердие, а также артериальный конус (*10*), асимметрично отходящий от правого края желудочка и дающий начало всем артериальным стволам (*1*). Как и у рыб, главным насосом с толстыми мускулистыми стенками служит желудочек, а накопители притекающей крови — предсердия — разделены. Артериальная (оксигенированная) кровь из лёгочных вен попадает в левое предсердие, а из остальных вен (в основном венозная, но

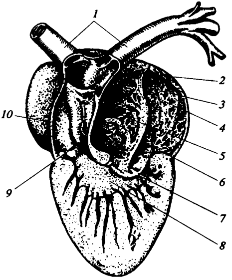


Рис. 99. Строение сердца лягушки. Вид с брюшной стороны. Оба предсердия, желудочек и артериальный конус вскрыты:

1 — главные артериальные стволы; *2* — правое предсердие; *3* — левое предсердие; *4* — межпредсердная перегородка; *5* — вход из венозной пазухи; *6* — вход из лёгочной вены; *7* — атриовентрикулярное отверстие с клапаном; *8* — полость желудочка; *9* — спиральный клапан; *10* — артериальный конус

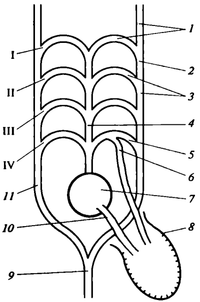


Рис. 100. Судьба жаберных артериальных дуг у амфибий:

1 — общая сонная артерия; *2* — сонный проток; *3* — дуга аорты (системная дуга); *4* — брюшная аорта; *5* — боталлов (или артериальный) проток; *6* — лёгочная артерия; *7* — сердце; *8* — лёгкое; *9* — спинная аорта; *10* — лёгочная вена; *11* — корень спинной аорты. Слева показана характерная для взрослых костных рыб схема основных артериальных стволов вблизи сердца. I — IV — артериальные дуги. Справа обозначены производные этих сосудов у амфибий

из передних полых смешанная) — в правое. Благодаря этому момент встречи в сердце артериальной и венозной крови отложен до её попадания в желудочек. Но и в желудочке перемешивание этих порций ограничено, ему препятствует ячеистый характер внутренней поверхности стенок желудочка. Клапаны артериального конуса препятствуют обратному ходу крови, но в средней части образованной им широкой трубки слились в так называемый спиральный клапан — перекрученную на 90° высокую продольную складку.

Артериальные дуги тетрапод, в частности, амфибий имеют несколько важных отличий от картины, присущей костным рыбам (рис. 100). У последних от брюшной аорты отходят четыре пары приносящих жаберных артерий, а выносящие жаберные артерии впадают в спинную аорту или в относительно примитивном варианте — в её парные корни (рис. 100, *11*). После выхода позвоночных на сушу и редукции жабр они превратились в сплошные артериальные дуги (на рис. 100 они пронумерованы римскими цифрами). Первая жаберная артериальная дуга вместе с рыбьей общей сонной артерией (передним продолжением корня спинной аорты) образует у тетрапод общую сонную артерию (рис. 100, *1*). Вторая артериальная дуга вместе с большей частью корня аорты несёт кровь в спинную аорту и таким образом формирует дугу аорты (или системную дугу, рис. 100, *3*). Третья жаберная артериальная дуга, как правило, бесследно исчезает, бывает заметна только у некоторых хвостатых амфибий. Четвёртая жаберная артериальная дуга имеет важное ответвление — к лёгкому (*8*), производному как раз зачатка четвёртой жаберной щели; это лёгочная артерия (*6*). Передний участок корня спинной аорты между впадениями первой и второй дуг не используются взрослыми амфибиями. Это сонный проток (рис. 100, *2*) гаттерии и многих ящериц. То же относится к окончанию четвёртой артериальной дуги, уже за отхождением лёгочной артерии, названному боталловым, или артериальным, протоком (*5*). Он выполняет ответственную роль у эмбрионов всех рептилий, птиц и млекопитающих (см. с. 330, 411), а у гаттерии и черепах сохраняется пожизненно. Как легко видеть на рис. 100, у наземных позвоночных орган дыхания (лёгкие, *8*) расположен не в голове, на пути крови от сердца к мозгу, как жабры у первично-водных позвоночных, а позади сердца. В связи с этим нахождение в сердце чисто венозной крови, как у обладателей единственного круга кровообращения, оказалось недопустимым. Эта кровь должна быть, по крайней мере, смешанной, что достигнуто благодаря лёгочной вене (*10*), приносящей оксигенированную кровь из лёгких непосредственно в сердце. С её появлением помимо большого круга кровообращения образовался малый, лёгочный. С переходом от жаберного дыхания к лёгочному переместилась зона подачи кислорода в кровяное русло, и оказалось, что он не может быть доставлен всем органам тела при одном круге кровообращения, скроенном по матрице жаберного дыхания. Потребовалась серьёзная коррекция общей схемы соединения (коммутации) сосудов, которая и осуществилась путём образования второго круга кровообращении.

Отличия артериальной системы лягушки (рис. 101, *А*) от того, что характерно для рыб, не исчерпываются описанными выше. Брюшная аорта у неё отсутствует, артериальные стволы обособляются уже в артериальном конусе сердца. Общая сонная артерия (arteria carotis communis; *4*) делится на наружную (a. carotis externa; рис. 101, *А*, *5*) и внутреннюю сонные артерии (a. carotis interna; *7*). В основании последней расположено короткое утолщение — каротидная железка (glandula carotis; *6*), пронизанная сетью каналов с рецепторами и гладкими мышцами в

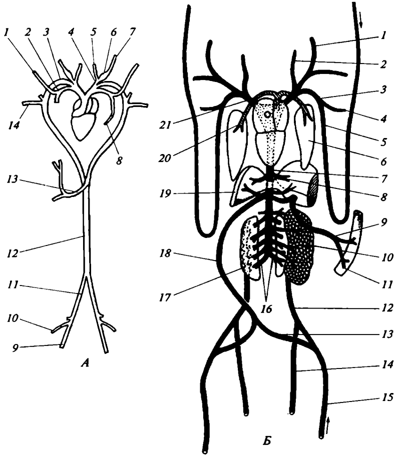


Рис. 101. Кровеносная система травяной лягушки:

А — схема артериальной системы: *1* — большая кожная артерия; *2* — кожнолёгочная артерия; *3* — дуга аорты; *4* — общая сонная артерия; *5* — наружная сонная артерия; *6* — каротидная железка; *7* — внутренняя сонная артерия; *8* — лёгочная артерия; *9* — седалищная артерия; *10* — бедренная артерия; *11* — общая подвздошная артерия; *12* — спинная аорта; *13* — чревнобрыжеечная артерия; *14* — подключичная артерия. *Б* — схема венозной системы: *1* — внутренняя ярёмная вена; *2* — наружная ярёмная вена; *3* — подключичная вена; *4* — плечевая вена; *5* — большая кожная вена; *6* — лёгкое; *7* — задняя полая вена; *8* — печёночная вена; *9* — воротная вена печени; *10* — яичник; *11* — кишка; *12* — воротная вена почки; *13* — тазовая вена; *14* — седалищная вена; *15* — бедренная вена; *16* — выносящие вены почек; *17* — почка; *18* — брюшная вена; *19* — печень; *20* — лёгочная вена; *21* — передняя полая вена

стенках, изменяющая проницаемость для кровотока в зависимости от содержания двуокиси углерода в крови. Второй ствол, дуга аорты (arcus aortae; *3*), поворачивает назад, позади сердца сливается со своей парой и образует спинную аорту (aorta dorsalis; *12*), проходящую под позвоночником. Но ещё на повороте дуга посылает вперед затылочно-позвоночную артерию (a. occipitovertebralis), а вбок, к передней конечности — подключичную артерию (a. subclavia; *14*). Непосредственно от места слияния дуг отходит единая артерия к органам пищеварительной системы и селезёнке — чревнобрыжеечная (a. coeliacomesenterica; *13*), несколько артерий

к гонадам и почкам, после чего аорта распадается на две общие подвздошные артерии (a. iliaca communis; *11*) — к задним конечностям. Третья пара главных стволов несёт кровь к органам дыхания — лёгким и коже — и представляет собой кожно-лёгочную артерию (a. pulmocutanea; рис. 101, *А*, *2*), которая невдалеке от сердца разветвляется на большую кожную артерию (a. cutanea magna; *1*) и лёгочную (a. pulmonalis; *8*).

Механизм частичного разделения потоков крови. Неполный характер смешивания артериальной и венозной крови в сердце лягушки создаёт предпосылки для частичного разделения этих порций. Поступая в начале систолы из предсердий в желудочек, кровь образует в нём градиент — от артериальной крови в левой части до смешанной в правой части желудочка. При его сокращении различные порции крови входят в расположенное на его правом краю отверстие артериального конуса последовательно, начиная со смешанной и кончая артериальной. Считалось, что различные порции крови разделяются, столь же последовательно заполняя в ходе систолы артериальные стволы — начиная с самого широкого и растяжимого (кожно-лёгочной артерии) и заканчивая самым тесным (общей сонной артерией). Но, как показывают элементарные расчёты, одни лишь различия сосудов по диаметру и эластичности стенок обусловить их последовательное заполнение не могут. Новая версия базируется на замерах кровяного давления у живой лягушки в двух парных каналах, продолжающих артериальный конус, но отделённых от него обратными клапанами. Вентральные каналы — это дуги аорты (вместе с общими сонными артериями), а дорсальные каналы — кожно-лёгочные артерии. При систоле давление в обоих каналах быстро поднимается до 35 мм Hg, после её окончания (и закрытия клапанов) каналы превращаются в упругие дозаторы, продавливающие кровь по капиллярам. К началу следующей систолы давление успевает упасть до 25 мм в стволах системных дуг и до 16 мм — в кожно-лёгочных артериях. Быстрое падение давления в последних свидетельствует о меньшем сопротивлении капиллярной системы лёгких в сравнении с капиллярами тела. По-видимому, это влечёт за собой больший расход крови в этом дозаторе и потому делает понятной его большую растяжимость. Теперь представим себе, что в начале систолы при давлении чуть более 16 мм Hg — остаточного уровня для кожно-лёгочных стволов — кровь устремляется туда из артериального конуса, раздвинув створки обратных клапанов. Аналогичный поток в дуги аорты начинается позже, лишь по достижении давления в 25 мм Hg. Этой задержки достаточно, чтобы самая первая порция крови вошла только в кожно-лёгочные стволы. Каких-либо предпосылок для попадания особой порции крови в общие сонные артерии (отходящие от основания дуг) не заметно. Каротидная желёзка едва ли могла бы служить вентилем для них при каждом цикле сокращений: для этого нужна поперечнополосатая мускулатура. Таким образом, в разделении порций крови у лягушки участвуют и степень упругости стенок артерий, и обратные клапаны при их основаниях, но главная основа механизма — пониженное сопротивление кровотоку в капиллярной системе лёгких.

Венозная система лягушки вполне типична для наземных позвоночных. От почек к сердцу кровь несёт задняя полая вена, а не задние кардинальные вены, полностью исчезнувшие у лягушки. От задней конечности приходят седалищная (vena ischiadica; рис. 101, *Б*, *14*) и бедренная вены (v. femoralis; *15*), которые сливаются в воротную вену почки (v. portae renalis; *12*). Предварительно от бедренных вен отделяются тазовые вены (v. pelvica; *13*), которые объединяются в непарную

брюшную вену (v. abdominalis; *18*), проходящую по внутренней стороне брюшной стенки вперёд и несущую кровь от задней части тела в обход почек к печени. Воротные вены полностью распадаются в почках на тонкие сосуды (венулы). Многочисленные выносящие вены почек сливаются на средней линии тела в заднюю полую вену (v. cava posterior; *7*), которая пронизывает печень и впадает в венозную пазуху сердца. Кровь от кишечной трубки по нескольким сосудам собирается в воротную вену печени (v. portae hepatis; *9*), которая впадает в её левую часть, вдобавок образуя короткий поперечный стволик для соединения с правой долей и с брюшной веной. Кровь из них, пройдя через капилляры печени, собирается в пару печёночных вен (v. hepatica; *8*), впадающих в заднюю полую вену.

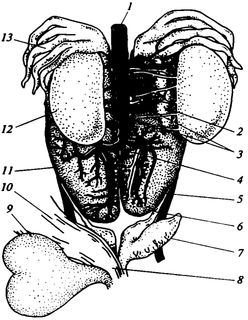
От передней части тела кровь притекает в венозную пазуху сердца по паре передних полых вен (v. cava anterior; *21*), каждая из которых формируется слиянием трёх основных вен. Наружная ярёмная вена (v. jugularis externa; *2*) приходит спереди по вентральной стороне головы, внутренняя ярёмная (v. jugularis interna; *1*) тянется из глубины, от боковой части затылка, а подключичная вена (v. subclavia; *3*) — сбоку, из области подмышки, где она принимает плечевую вену (v. brachialis; *4*) от конечности и большую кожную вену (v. cutanea magna; *5*) от кожи как органа дыхания. Две лёгочные вены (v. pulmonalis; *20*), предварительно объединившись, впадают в левое предсердие.

Лимфатическая система развита у лягушки, как и у всех четвероногих, обладателей двух кругов кровообращения, значительно сильнее, чем у рыб. Большой круг кровообращения включает лишь 1—2 каскада капилляров, а не 2—3, как единственный круг у рыб, в связи с чем для них в принципе характерно более высокое артериальное давление, а следовательно, и более интенсивная фильтрация плазмы крови сквозь стенки капилляров в окружающие ткани. Лимфатическая система, предназначенная для сбора этой жидкости и возврата её в кровяное русло, не замкнута (её полости лишь частично окружены собственными стенками), включает обширные лимфатические мешки, расположенные главным образом под кожей, лимфатические сосуды и лимфатические сердца. Эти сердца — небольшие полости с собственными стенками, клапанами и гладкими мышцами. Одна пара расположена по бокам от третьего позвонка, другая — по бокам от клоаки.

Органы выделения лягушки (рис. 102) представлены парными туловищными (или мезонефрическими) почками (*11*), которые лежат в задней части туловища над париетальным листком брюшины (т. е. за пределами целома). По нижней стороне каждой тянется узкой желтоватой полосой железа внутренней секреции, надпочечник (glandula suprarenalis; *2*). Вдоль бокового края почки проходят её воротная вена (*5*) и тонкий беловатый мочеточник — вольфов канал (*6*). Мочеточники впадают в спинную стенку клоаки (*8*), точно против отверстия мочевого пузыря (*9*), не имеющего с ними непосредственной связи. Обширный двухлопастной мочевой пузырь — один из резервуаров для воды. Лягушка, как почти все амфибии, тесно связана с пресной водой, в сравнении с которой жидкости её тела гипертоничны. Благодаря этому они почти у всех видов эффективно насасывают воду из внешней среды — прямо сквозь кожу. Эта способность предотвращает обезвоживание, но требует защиты от переобводнения. Эту роль и выполняют почки, в которых очень хорошо представлен фильтрационный аппарат почечных телец. Благодаря реабсорбции в канальцах нефронов органических молекул и ионов электролитов лягушка выделяет очень жидкую, гипотоничную мочу.

Рис. 102. Мочеполовая система самца лягушки:

1 — задняя полая вена; *2* — надпочечник; *3* — семявыносящие канальцы; *4* — почечная артерия; *5* — воротная вена почки; *6* — вольфов канал (мочеточник и семяпровод); *7* — семенной пузырек; *8* — клоака; *9* — мочевой пузырь; *10* — задняя кишка; *11* — почка; *12* — семенник; *13* — жировое тело



Половые органы. Парные гонады подвешены на брыжейках к брюшной стороне почек. К переднему краю каждой гонады (рис. 102, *12*) прикреплены в виде пучков жёлтых лент жировые тела (corpus adiposum; *13*). Они представляют собой энергетический резерв для созревания половых продуктов в период зимовки и для брачной активности в период нереста. У травяной лягушки он выпадает на конец весны, когда кормов ещё нет. Этот срок выгоден, поскольку позволяет использовать для выведения потомства скопления талой воды. У *самцов* (рис. 102) беловатый семенник (testis; *12*) овальной формы соединён с почкой несколькими семявыносящими канальцами (vasa efferentia; *3*), проходящими по брыжейке. По ним половые продукты попадают в почку и через некоторые её специализированные канальцы — в вольфов канал (архинефрический проток; *6*), который, таким образом, выполняет у самца одновременно функции мочеточника и семяпровода. Близ конца этого канала на нём развито резкое выпячивание — семенной пузырек (vesicula seminalis; *7*), резервуар для семени. При характерном для лягушек наружном оплодотворении их скученность во время нереста порождает опасность перемешивания спермы в воде. Поэтому столь важен тесный контакт партнёров при спаривании — самец крепко удерживает самку, обхватив её за бока. В связи с этим у него на первом пальце кисти развито вздутие — брачная мозоль, а соответствующие мышцы передней конечности развиты сильнее, чем у самки. Кроме того, у самцов по бокам задней части горла, близ углов рта имеются резонаторы — раздуваемые при брачном пении пузыри, открывающиеся небольшими отверстиями в глотку, но спрятанные у травяной лягушки под кожей. У самцов озерной лягушки резонаторы крупнее и раздуваются по бокам от головы в виде белых сферических пузырей.

У *самок* (рис. 103) парные яичники (ovarium; *11*) значительно крупнее, они заполнены крупными (около 2 мм в диаметре) сильно пигментированными яй-

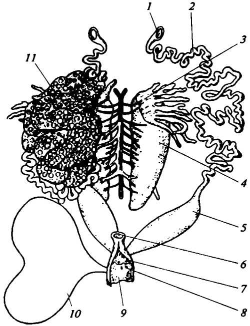


Рис. 103. Мочеполовая система самки лягушки:

1 — воронка яйцевода; *2* — извитая часть яйцевода; *3* — жировое тело; *4* — почка; *5* — маточный отдел яйцевода; *6* — кишка; *7* — отверстие яйцевода; *8* — отверстие мочеточника; *9* — клоака; *10* — мочевой пузырь; *11* — яичник

цеклетками. Яйцеводы (oviductus; мюллеровы каналы) занимают много места в брюшной полости в виде толстых белых, круглых в сечении тяжей, плотно уложенных крутыми завитками, относительно длинные и толстые. Их воронки (см. рис. 96, *4*; рис. 103, *1*), куда яйцеклетки попадают из открытого целома, расположены по бокам от сердца, над корнями лёгких. Попаданию яйцеклеток в воронки способствует самец, с силой обхватывающий передними лапами туловище самки при спаривании, мышцы брюшного пресса, придающие полости тела форму воронки, сужающейся по направлению вперёд, и пульсирующие движения сердца. Проходя по извитой части яйцевода (рис. 103, *2*), яйцеклетки покрываются так называемой третичной оболочкой — слоем пектина, который после откладки яйца набухает в воде и формирует прозрачный студенистый шарик с яйцеклеткой внутри. Перед выходом наружу икринки скапливаются в расширенном маточном отделе яйцевода (*5*).

Индивидуальное развитие. Ограниченный запас желтка распределён в яйце лягушки неравномерно, соответственно зигота подвергается полному, но неравномерному дроблению (рис. 104), которое начинается через 3—4 ч после оплодотворения. Первые борозды проходят по меридианам яйца — в сагиттальной и затем в поперечной плоскости будущего зародыша. Затем проходит борозда в широтном направлении. В области сильно пигментированного анимального полюса бластомеры более мелки, соответственно различна толщина стенок бластулы и её внутренняя полость, бластоцель (*1*), смещена в сторону анимального полюса. Через сутки после оплодотворения начинается процесс гаструляции: шапочка из чёрных бластомеров обрастает область светлых, перегруженных желтком клеток, идет процесс *эпиболии*. Одновременно осуществляется *инвагинация* — светлые клетки вегетативного полюса вворачиваются под покров тёмных, занятая ими область сужается, превращаясь в так называемую желточную пробку (*6*). Через 3—4 дня после оплодотворения на её месте остается бластопор в виде короткой

продольной щели на заднем конце зародыша, который уже заметно вытянут в длину. На стадии нейрулы, на спинной стороне зародыша выделяется участок эктодермы, нервная пластинка (7), оконтуренная чётко различимым нервным валиком. Нервная пластинка превращается в желобок, сворачивается в нервную трубку и погружается в глубину, окружающая эктодерма смыкается над ней.

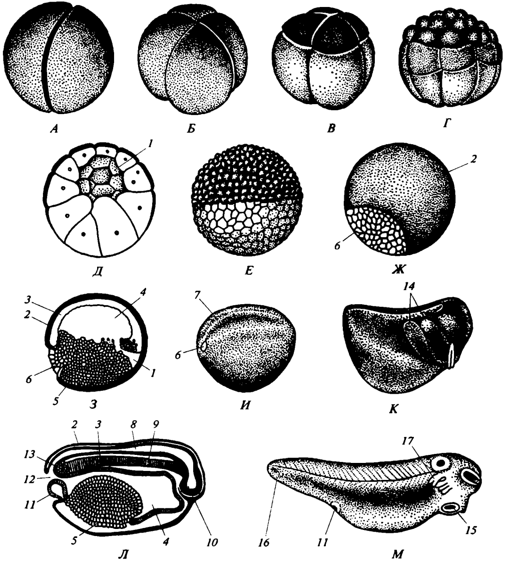


Рис. 104. Развитие яйца лягушки:

А—Е — стадии полного неравномерного дробления от стадии двух бластомеров (*А*) до стадии бластулы; *Ж*, *З* — формирование трёхслойного зародыша (гаструляция); *И—Л* — формирование центральной нервной системы (нейруляция); *М* — зародыш перед вылуплением; *Д*, *З*, *Л* — сагиттальный разрез зародыша; *1* — бластоцель; *2* — эктодерма; *3* — энтодерма; *4* — полость первичной кишки; *5* — желточные клетки; *6* — желточная пробка; *7* — нервная пластинка; *8* — спинной мозг; *9* — хорда; *10* — головной мозг; *11* — область будущей клоаки; *12* — бластопор; *13* — нервнокишечный канал; *14* — закладки жаберных щелей; *15* — присоска; *16* — хвост; *17* — наружные жабры

Клетки нервного валика погружаются отдельно от нервной трубки и образуют по бокам от неё пару нервных гребней — скопления индивидуально мигрирующих клеток, формирующих ганглии и элементы опорной ткани периферической нервной системы, пигментные клетки, висцеральный скелет и т.д.

У недельного зародыша уже заметны голова и хвост, ещё через несколько дней он растворяет оболочку яйца секретом специальных одноклеточных кожных желёз и выходит наружу в виде личинки — головастика (рис. 105). У него сдавленный с боков, расширенный по вертикали хвост и перистые наружные жабры — поначалу две пары, а затем и три. До прорыва рта головастик использует его зачаток как присоску, малоподвижен, живёт за счет остатков желтка в довольно простом и коротком кишечнике. Парных конечностей ещё нет, но есть органы боковой линии, есть отверстие клоаки, через которое выходит моча, продуцируемая головной почкой (пронефросом). После прорыва ротового отверстия головастик активно кормится. На смену уязвимым наружным жабрам развиваются 3 пары внутренних жабр (рис. 105, *4*). Способ питания головастика, необычный для амфибий, представляет собой яркий пример зародышевого приспособления — ценогенеза. Личинка соскабливает с поверхности подводных предметов плёнку из микроскопических водорослей (диатомовых, зелёных, синезелёных) и простейших. Для этого она имеет особые, временные (провизорные) хрящевые челюсти — не нёбноквадратный и меккелев хрящи, а как бы вырезанные из них срединные фрагменты — супраростральный и инфраростральный хрящи (см. рис. 93, *В*, соответственно *30* и *29*). Покрывающие их губы вооружены поперечно ориентированными роговыми гребнями. Таким образом, личинка лягушки не только обитает в иной среде и использует иной способ передвижения, нежели взрослые особи, но она имеет растительную диету. Соответственно кишечник головастика сильно вытянут, значительно превосходя по относительной длине таковой лягушки. В этот период головастик, словно рыба, имеет только один круг кровообращения, и, соответственно, в его сердце существует только одно предсердие (рис. 105, *8*). Позже из выпячивания брюшной стенки задней части глотки развиваются парные лёгкие, получающие кровоснабжение от IV жаберной артериальной дуги — по лёгочной артерии, как у двоякодышащих рыб, соответственно лёгочная вена впа-

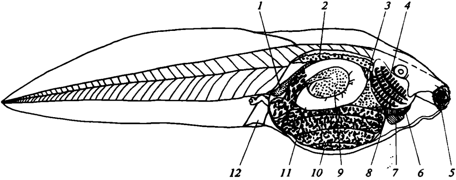


Рис. 105. Внутренние органы головастика лягушки-чесночницы (*Pelobates fuscus*). Вид справа:

1 — почка; *2* — лёгкое; *3* — жёлчный пузырь; *4* — жабры; *5* — ротовое отверстие; *6* — артериальный конус; *7* — желудочек сердца; *8* — предсердие; *9* — печень; *10* — тонкий кишечник; *11* — желудок; *12* — клоака

дает в сердце, замыкается малый круг кровообращения. Головастик переходит на лёгочное дыхание и начинает регулярно всплывать за порцией воздуха. Впереди от жаберных щелей возникает складка кожи, которая накрывает жаберные щели и затем прирастает позади них, оставляя относительно небольшое отверстие. Появляются парные конечности, прежде передние (поначалу они прикрыты кожистой

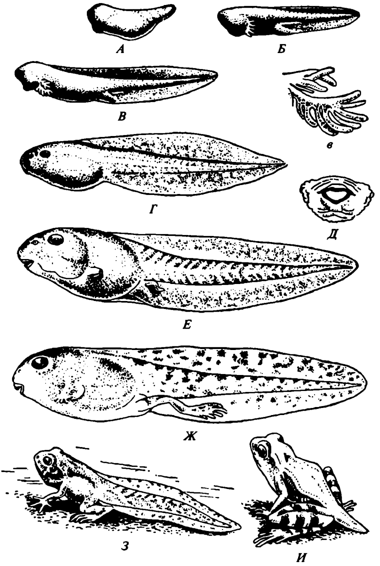


Рис. 106. Развитие остромордой лягушки (*Rana arvalis*) от вылупления из икры и до завершения метаморфоза:

А — личинка в момент вылупления; *Б*, *В* — процесс увеличения наружных жабр и плавниковой складки хвоста; *в* — крупно показаны наружные жабры; *Г*, *Д* — формирование жаберной крышки и ротового отверстия; *Д* — окрестности рта, вооруженного роговыми гребнями, вид спереди; *Е* — формирование передних конечностей; *Ж* — стадия расчленения и подвижности задних конечностей; *З* — начало метаморфоза (заметна резорбция хвоста); *И* — лягушонок в момент выхода из водоёма на сушу

жаберной крышкой), затем задние. Наступающий по окончании личиночного развития метаморфоз (рис. 106) происходит под влиянием гормонов щитовидной железы (трииодтиронина и тироксина). Он носит некробиотический характер и сопряжен с радикальными и притом быстрыми преобразованиями организации, включающими, в частности, рассасывание хвоста, ткани которого используются как запас питательных веществ. Нормальное питание прерывается на 4—5 дней, за это время резко изменяются ротовой аппарат, глаза, появляется среднее ухо, увеличиваются конечности, укорачивается кишечник, ороговевает один слой клеток на поверхности эпидермиса, на смену одноклеточным кожным железам развиваются сложные. Головастик превращается в более мелкого лягушонка-сеголетка.

Некоторые особенности внутренней морфологии хвостатых земноводных

Если вся организация бесхвостых амфибий несёт на себе глубокий отпечаток крайне своеобразных адаптаций — к наземной локомоции у взрослых и к растительноядности у личинок, то в организации хвостатых земноводных значительно яснее раскрыты свойства типичных примитивных наземных позвоночных.

Их вытянутый осевой скелет (рис. 107) и его мускулатура поддерживают способность этих существ как к ундуляционному плаванию, так и к наземной локомоции с использованием симметричных походок (см. далее, с. 382). В туловище развиты двухголовчатые рёбра, которые, правда, не формируют грудной клетки.

У саламандры первичная верхняя челюсть чётко локализована в заднем отделе черепа, а вторичная — в переднем. Дело в том, что передняя часть нёбноквадратного хряща недоразвита и не достигает обонятельной капсулы, но задняя его часть укреплена присутствием маленькой квадратной кости. Отсутствует квадратно-скуловая кость, тем самым верхнечелюстная кость не связана с областью челюстного сустава, зато предчелюстная кость длинным отростком упирается в лобную кость. Среднее ухо не развито. Стремя связано с квадратной костью, в чём можно видеть следы гиостилии и предпосылку к передаче на внутреннее ухо вибраций через нижнюю челюсть от грунта, т. е. к использованию сейсмического слуха.

Скелет конечностей саламандры вполне соответствует общей для тетрапод схеме (см. рис. 40), только

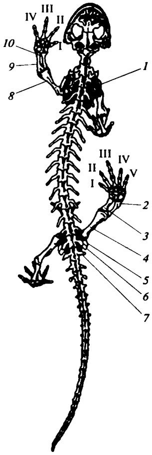


Рис. 107. Скелет хвостатого земноводного. Вид сверху:

1 — лопатка; *2* — малая берцовая кость; *3* — большая берцовая кость; *4* — бедренная кость; *5* — подвздошная кость; *6* — крестцовое ребро; *7* — 1-й хвостовой позвонок; *8* — плечевая кость; *9* — локтевая кость; *10* — лучевая кость; I—V — пальцы

передние конечности четырёхпалы. Правая и левая половинки плечевого пояса взаимно подвижны. Они сохраняют трёхлучевой характер, но окостенение всего одно и притом замещающее (scapulocoracoideum), ключица отсутствует. В тазовом поясе седалищная кость занимает часть горизонтальной лобково-седалищной пластинки, лобковая кость отсутствует, подвздошная (рис. 107, *5*) — вертикальна и палочковидна. Она соединена с поперечным отростком крестцового позвонка через маленький дополнительный членик — крестцовое рёбро (рис. 107, *6*).

В мочеполовой системе точно так же, как у акуловых рыб, передняя часть мезонефрической почки (придаток семенника) и её мочеточник (вольфов канал, архинефрический проток) выводят мужские половые продукты, а функционирующая (задняя) часть почки обслуживается несколькими вторичными мочеточниками. Самец осуществляет внутреннее оплодотворение, передавая самке сперматофор — порцию семени в слизистой капсуле, который самка с помощью задних конечностей захватывает клоакой.

Обзор физиологических особенностей амфибий

Метаболизм. У взрослых животных потребление кислорода может достигать 6-кратного уровня (в сезон размножения) по сравнению с зимовочной нормой. По взаимоотношению с внешними источниками энергии амфибии являются эктотермными животными, для них характерен низкий уровень химической теплопродукции при высокой теплопроводности тела. Они плохо сохраняют тепло, выделяющееся в ходе обмена веществ, и, напротив, легко поглощают тепловую энергию из внешней среды. Поэтому им доступна лишь поведенческая терморегуляция, преимущественно за счёт поиска в окружающей среде зон с подходящим микроклиматом. Кроме того, постоянный канал теплопотерь у амфибий определяется испарением воды с влажных покровов, поэтому при низкой относительной влажности воздуха температура их тела бывает обычно ниже окружающей температуры. Как и у других пойкилотермных животных, уровень метаболизма у амфибий быстро падает с понижением температуры (примерно вдвое на каждые 10 °С). Именно поэтому большинство из них малоподвижны, в средней полосе периоды их активности ограничиваются лишь тёплыми сезонами года и определённым временем суток.

Дыхание. В норме ротоглоточный аппарат пульсирует беспрерывно с частотой от 60 до 200 движений в минуту. У хвостатых амфибий значительная часть этих движений обеспечивает лишь вентиляцию ротовой полости в целях терморегуляции и ротоглоточного дыхания (небольшая амплитуда, постоянно открытые ноздри). Лёгкие вентилируются при более редких колебаниях дна ротовой полости (около 80 в мин) с большой амплитудой и с зажиманием наружных ноздрей. У бесхвостых амфибий важное значение имеют дыхательные движения большой амплитуды (см. с. 208 и рис. 98). Очевидно, что нагнетательная эффективность ротоглоточного насоса у амфибий невысока, чем и объясняется отсутствие в их мешковидных лёгких сложных ячеистых стенок. Кожное дыхание у амфибий нередко играет вспомогательную роль при развитом лёгочном газообмене, но может выполнять основную дыхательную функцию. У мелких амфибий (таких большинство) соотношение лёгочной и кожной респираторной поверхности в среднем составляет 2 : 3. Однако, по экспериментальным данным, при температу-

рах выше оптимальных большая часть кислорода поступает в организм амфибий через лёгкие, при минимальных температурах — через кожу. Кожное дыхание составляет практически единственный источник кислорода для многих водных, особенно ручьевых форм и для большинства амфибий средней полосы, зимующих в водоёмах. У некоторых хвостатых амфибий ротоглоточное дыхание может играть заметную роль в газообмене (у тёмной саламандры *Desmognathus fuscus* — до 15 % поглощённого кислорода). Впрочем, кожа у амфибий играет ведущую роль в обмене CO_2 (до 90 %), чему способствует большая диффузионная подвижность углекислоты и деятельность специальных ферментов.

Вокализация. Голосовые связки в гортани и способность издавать звуки присущи у земноводных обоим полам, но у самок они менее развиты. Звуки издаются при прохождении воздуха из ротовой полости в лёгкие и обратно краями эластичных голосовых связок, натянутых в хрящевой гортанной камере и способных придавать потоку пульсирующий характер. У самцов многих видов имеются обширные резонаторы (парные или непарный), соединенные с ротоглоточной полостью. Как показывает электромиография (регистрация потенциалов действия мышц), в ходе вокализации натяжение голосовых связок не меняется и ритмический рисунок песни создаётся лишь за счёт смены направления потока. Способны производить звуки и отдельные хвостатые амфибии.

Сердечно-сосудистая система. Сердце снабжается кровью с помощью небольших коронарных сосудов, но сердечная мышца способна получать энергию и за счёт бескислородного метаболизма (анаэробно). Уже в раннем онтогенезе задние кардинальные вены заменяются задней полой веной, образующейся частично из правой задней кардинальной и печёночной вен и несущей кровь в венозный синус. Лимфатическая система амфибий объединяет сеть обширных подкожных лакун с лимфатическими протоками, окружающими кровеносные капилляры. Лакуны соединены каналами, и во всей лимфатической системе жидкость циркулирует благодаря ритмическим сокращениям лимфатических сердец, число которых у безногих земноводных (Apoda) составляет 100 пар, у хвостатых — 15, а у бесхвостых — всего две пары. Лимфатические каналы открываются в вены. В сутки амфибии продуцируют количество лимфы, вдвое превышающее их собственную массу.

Питание. Личинки бесхвостых амфибий (головастики), строго говоря, всеядны, поскольку питаются не только подводными обрастаниями (растительным материалом), но и мелкими беспозвоночными, а нередко и своими собратьями. Личинки хвостатых амфибий хищники. Все взрослые амфибии становятся исключительно хищниками, питаясь самыми разнообразными представителями беспозвоночных и мелких позвоночных животных. Главным орудием захвата добычи у большинства бесхвостых становится подвижный выбрасывающийся язык, прикреплённый основанием к подбородочной кости и приводимый в действие специальной мускулатурой. У хвостатых амфибий язык сформирован на переднем конце гиоидной копулы. Соответственно мускулатура подъязычного аппарата адаптирована к выполнению горизонтальных продольных движений этого скелетного элемента, что ограничивает свободу адаптации к вертикальным движениям, необходимым для гулярного дыхания. Секрет характерной только для амфибий межчелюстной железы делает их язык влажным и липким. У бесхвостых амфибий зубы на челюстях могут полностью отсутствовать (жабы) или присутствуют только на верхней челюсти (у лягушек). У хвостатых амфибий и у трех

видов квакш (рода *Amphignathodon*) зубы располагаются и на нижней челюсти, что в любом случае способствует лишь удержанию добычи. У головастиков бесхвостых амфибий желудок морфологически не обособлен и лишён желёз с протеолитическими (расщепляющими белки) секретами, а длинный кишечник слабо дифференцирован на отделы. После метаморфоза, с переключением сеголеток на животную пищу, его длина резко сокращается, например, у прудовой лягушки в 10 раз, а у жабы-повитухи, чьи личинки более плотоядны и потому имеют более короткий кишечник, — в 4 раза.

Выделение и осморегуляция. У личинок амфибий выделительные функции осуществляет головная почка, состоящая из 2—4 фильтрующих канальцев, воронки которых (нефростомы) открываются в целом, а дистальные концы впадают в пронефрический проток. Накануне или в ходе метаморфоза выделительные функции принимают на себя нефроны туловищной почки. Пока остаётся неясным механизм, позволяющий амфибиям многократно (в 74 раза) повышать концентрацию мочевины в моче против таковой в плазме крови, поскольку в почках амфибий отсутствует противоточная система (петля Генле), выполняющая эту функцию у млекопитающих. В день бесхвостые амфибии выделяют мочи до 1/3 массы тела (человек до 1/50). В покровах нескольких ксерофильных (устойчивых к дефициту влаги) видов бесхвостых амфибий (тропических древесных лягушек и пустынных форм) развит слой липидов, благодаря которому покровы непроницаемы для воды. Соответственно эти лягушки, в отличие от обычных амфибий, пьют воду и выделяют преимущественно мочевую кислоту, которая почти нерастворима и потому не требует для своего выведения заметных количеств воды. На воздухе испарение неизбежно продолжается даже в насыщенной паром атмосфере, поэтому амфибии теряют влагу при любых атмосферных условиях. Водные саламандры могут извлекать воду из почвы в объёме, пропорциональном степени их обезвоживания. Степная жаба (*Bufo cognathus*) также способна поглощать воду кожей брюшка из влажного субстрата. Живущая в мангровых зарослях южно-азиатская лягушка-крабоед (*Rana cancrivora*), толерантная к морской воде, при переходе из пресной воды в 4%-й раствор соли компенсирует осмотические сдвиги повышением концентрации калия в мышцах на 23 %, а мочевины — даже на 770 %. Возможности таких видов, как травяная лягушка и серая жаба, для выживания в солоноватой воде ограничены. Водная шпорцевая лягушка (*Xenopus laevis*) в норме выделяет аммиак через кожу, но после 2—3-недельного пребывания в солевом растворе начинает выделять мочевину вместо аммиака (содержание мочевины в крови повышается в 15 раз, объём выделяемой мочи уменьшается). Головастики амфибий, как правило, переходят от вымывания аммиака к выделению мочевины (через почки) лишь с приближением метаморфоза.

Слуховая чувствительность. Амфибии — первые среди позвоночных обладатели тимпанальной (включающей барабанную перепонку) системы восприятия звуков в воздухе (среднего уха). Правда, у безногих (отряд Apoda) и хвостатых амфибий (отряд Urodela) тимпанальная система отсутствует, однако наличие у них чувствительных к вибрациям невромастов (сосочков) в круглом мешочке внутреннего уха указывает на потенциальную возможность восприятия ими звуковых колебаний хотя бы через субстрат (это так называемый сейсмический слух). У бесхвостых амфибий слуховая чувствительность и диапазон воспринимаемых частот определяются главным образом резонансными свойствами барабанной перепонки и звукопередающей системы среднего уха. В среднем для бесхвос-

тых амфибий характерно восприятие звуковых частот в интервале 100—4 000 Гц. Личинки амфибий и некоторые неотеничные формы хвостатых, обладающие органами боковой линии, способны воспринимать ими колебания воды, в том числе и звуковые.

Зрение. Способности амфибий к зрительному восприятию довольно своеобразны. Так, лягушки, например, обладают максимальным среди позвоночных животных полем зрения в горизонтальной плоскости — до 360°. Кривизна хрусталик у амфибий не изменяется при аккомодации, которая осуществляется за счёт внутриглазной мышцы, выдвигающей хрусталик вперёд. Цветовое восприятие хорошо развито у дневных форм из родов настоящих лягушек и квакш, у саламандр оно развито лучше, чем у тритонов, а у жаб, по-видимому, отсутствует вовсе.

Для бесхвостых амфибий чётко показана способность к обработке изображения собственным нервным аппаратом сетчатки. Например, в ней имеется детектор движения, необходимый для включения пищедобывательной реакции. Хорошо известное исключение — прожорливая жаба-ага (*Bufo marinus*), прекрасно поедающая неподвижный корм.

Обоняние. При ориентировке на запахи в Т-образном лабиринте наилучший результат (до 77 % положительных реакций) демонстрируют жабы, чесночница (*Pelobates fuscus*) и бурые лягушки (травяная, остромордая *Rana arvalis*); хуже других ориентируются по запаху зелёные лягушки (озерная *Rana ridibunda*, прудовая *R. lessonae*) и жерлянки (*Bombina*). Кроме того, известно, что некоторые хвостатые амфибии (например, краснобрюхий тритон, *Taricha rivularis*), способные возвращаться к «дому» с расстояния в 13 км, теряют эту способность после выключения у них обонятельной системы.

Поведение амфибий

Головной мозг амфибий унаследовал от рыбообразных предков эпителиальную крышу больших полушарий и локализацию высших центров нервной деятельности в среднем мозге — его тектуме (крыше) и стволовой части. Отсутствие ассоциативных отделов объясняет сравнительно слабую способность амфибий вырабатывать условные связи и накапливать индивидуальный опыт, используя ресурсы долговременной памяти. В их поведении преобладают врожденные стереотипы.

В начале сезона размножения на нерестилище первыми обычно приходят самцы, как правило, получившщие те или иные брачные признаки (специфическая окраска, высокий гребень на спине и хвосте у тритонов и т. п.), которые привлекают самку и удерживают самцов от ухаживания друг за другом. Хвостатые амфибии, использующие для внутреннего оплодотворения передачу сперматофоров, реализуют сложный ритуал брачного ухаживания, в ходе которого самец не только применяет специальные поведенческие акты, но и использует феромоны (обладающие физиологическим эффектом химические сигналы). Для самок бесхвостых амфибий основной ориентир для поиска полового партнёра — это видоспецифический голосовой сигнал, «брачный зов» самца. В случае ошибочных попыток самца спариться с неподходящим партнёром тот также издает видоспецифический сигнал, мгновенно лишающий посягающего самца брачной мотивации.

При спаривании для удержания на скользком теле самки самцы бесхвостых амфибий пользуются «брачными мозолями» на внутренней стороне первого пальца кисти (рис. 108), а иногда и на груди, предплечье и подбородке. Обхватывая самку в подмышечной или паховой области, самец не только сохраняет готовность постоянно оплодотворять выделяющуюся икру, но и способствует её перемещению в брюшной полости самки.

Некоторые амфибии проявляют заботу об оплодотворённой кладке, для которой могут быть построены специальные норы (банановые лягушки *Afrixalus laevis*) или используются убежища под упавшими стволами деревьев (безлёгочные саламандры), дупла (шлемоносные квакши *Triprion*), склеенные кладкой листья деревьев над водой (филломедузы), тщательно построенные блюдцеобразные гнёзда на мелководьях (квакша-кузнец *Hyla faber*) и т.д. Иногда кладка переносится самкой на коже спины (пипа *Pipa*, см. далее), под специальной складкой кожи (сумчатые квакши *Gastrotheca*), в голосовых мешках самцов (ринодерма Дарвина *Rhinoderma darwini*) или в виде пояса на «талии» самца (жаба-повитуха *Alytes obstetricans*).

У амфибий, откладывающих яйца в наземных условиях, часто самцы (у территориальных видов) или самки держатся вблизи кладки, время от времени увлажняя икру собственными кожными выделениями или защищая её ядовитыми секретами кожных желёз от развития на яйцах разного рода грибков и бактерий. Самки красноспинной саламандры (*Plethodon cinereus*) и самцы тропической квакши Розенберга (*Hyla rosenbergi*) активно отгоняют амфибий своего вида и хищных членистоногих, приблизившихся к их гнезду.

Вылупившиеся личинки также могут быть объектом опеки со стороны родителей, которые либо сопровождают скопления головастиков в воде, отгоняя случайных пришельцев, либо вплоть до метаморфоза носят их с собой — в ячейках на спине (*Pipa*, *Stefania*), кожных кармашках (сумчатые квакши *Gastrotheca*, квакши *Flectonotus*), в желудке (*Rheobatrachus*) или голосовых мешках (*Rhinoderma*).

У нескольких не близко родственных групп тропических квакш и древолазов (*Dendrobates*), устраивающих гнёзда в полых стволах бамбука, древесных дуплах и пазухах листьев различных эпифитов, где для головастиков недостаточно пищи, самки периодически откладывают в свои гнёзда неоплодотворённые, так называемые трофические яйца — дополнительный корм для вылупившихся головастиков.

Опасность быстрой потери влаги при высоких температурах и низкой относительной влажности вынуждает амфибий перемещаться на дневное время

Рис. 108. Передняя конечность самца лягушки с брачной мозолью (*1*):
I—IV — пальцы

в затенённые места, прятаться в норах, под листовым опадом и т. п. Древесные лягушки лишены таких возможностей. Большинство из них затаивается днём на нижней стороне листьев, крепко прижимаясь брюшком к листовой пластинке и максимально группируясь, чтобы уменьшить поверхность испарения. Южноамериканские квакши из рода *Phyllomedusa* при помощи конечностей покрывают всё тело тонкой защитной плёнкой восковых эфиров из выделений кожных желёз.

У амфибий как сугубо оседлых животных индивидуальные участки нередко очень невелики — от 1,5—10 м^2 (у хвостатых амфибий) до 20—70 м^2 (у бесхвостых). У наземных видов никаких приёмов охраны границ участка, как правило, не существует, и они перекрываются у соседних особей. Часто одна и та же территория используется разными особями в разные дни. Обычно пищедобывательная активность наземных амфибий занимает короткий промежуток времени в самое благоприятное по условиям температуры и влажности время суток. Так, в летнее время в условиях Подмосковья травяные и остромордые лягушки предпринимают 1,5—2-часовые охотничьи вылазки в вечерние сумерки раз в 5—6 суток, оставляя вдоволь времени другим особям для охоты на том же участке. При таком способе эксплуатации ресурсов амфибии хорошо знают структуру своего участка и пользуются на нём постоянными убежищами.

Совершенно иначе ведут себя наземные амфибии в сезон размножения: не питаются, бывают активны в течение суток, перемещаются на большие расстояния, направляясь к постоянным нерестилищам. На нерестилищах не создают никакой территориальной структуры, соперничая только из-за брачных партнёров.

Амфибии другой категории, постоянно привязанные к своим территориям на протяжении всего жизненного цикла, поддерживают чёткую территориальную структуру популяций и даже активно охраняют границы своих участков, чётко различая знакомых соседей и чужаков, в отношении которых могут проявлять настоящую агрессию. Так, красноспинные саламандры *Plethodon cinereus* жестоко дерутся с пришельцами, вцепляясь соперникам в хвост, который может быть утрачен в схватке. Потеря хвоста — хранилища энергетических резервов и ундуляционного движителя — неизбежно снижает репродуктивный успех проигравшей особи.

Амфибии, постоянно обитающие в водоёмах, также строго территориальны, как правило, они активно маркируют занятый участок акватории громкими «территориальными» звуковыми сигналами и отвечают агрессией на всякое нарушение границ участка. Вероятно, как раз это мешает повысить плотность естественных популяций промысловых видов водных лягушек в коммерческих целях. Даже появляющаяся после метаморфоза собственная молодь водных лягушек обычно выедается старожилами, что служит сеголеткам дополнительным стимулом к расселению. Экспериментальное мечение показано, что молодые особи трёх видов европейских лягушек (*Rana temporaria*, *R. dalmatina*, *R. lessonae*) и серой жабы (*Bufo bufo*) уходят от родного водоёма на расстояние до 2—5 км. При этом молодые особи могут заселять даже крошечные водоёмы, например контейнеры с водой, что особенно характерно для многих тропических видов лягушек и жаб с короткими сроками полового созревания. Камышовая жаба (*Bufo calamita*) обладает тенденцией к заселению вновь созданных водоёмов, тем самым она избегает влияния хищников и конкурентов, как правило, достаточно обильных в сложившихся водных экосистемах.

Вместе с тем многочисленные эксперименты принесли массу примеров поразительного консерватизма амфибий. Будучи крайне зависимыми от различных

физических факторов, однажды закрепившись на выбранном индивидуальном участке, они могут оставаться на нём в течение всей жизни, совершая лишь нерестовые или осенние миграции. На свою территорию после нереста или зимовки они возвращаются одними и теми же маршрутами. Такой же консерватизм в отношении освоенных участков демонстрируют взрослые амфибии и вне брачного сезона или зимовочного периода. На некоторых хвостатых амфибиях (например, безлёгочные саламандры Plethodontidae) показана способность возвращаться на свою территорию с расстояния в 2—6 десятков метров. Видимо, при подходящих внешних условиях животные, перемещённые на большую дистанцию, могут закрепляться на новых территориях. Вместе с тем взрослые особи краснобрюхого тритона *Taricha rivularis* оказались способны возвращаться на свои участки с расстояний до 8 км, преодолевая даже сухие водоразделы. Причем особи, экспериментально лишённые обоняния, эту способность теряли. Сходные результаты были получены и на безлёгочных саламандрах ***Plethodon cinereus*** и ***P. jordani***, а также в наблюдениях за саламандрой ***Ambystoma maculatum***.

РАЗНООБРАЗИЕ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОБРАЗ ЖИЗНИ СОВРЕМЕННЫХ АМФИБИЙ

По современным представлениям, в фауне мира насчитывается свыше 6 630 видов амфибий, из которых более 5 850 видов приходится на бесхвостых, около 600 — на хвостатых и немногим более 180 видов — на безногих.

Отряд Бесхвостые амфибии (Anura)

Распространы всесветно, хотя представители двух крупнейших семейств (Hylidae и Bufonidae) не заходят в Австралию, а настоящие лягушки (Ranidae) не встречаются на Мадагаскаре. В Палеарктике несколько видов (серая жаба и три вида рода *Rana*) заходят за Северный полярный круг.

Самая преуспевающая группа современных амфибий (рис. 109, *4—8*). Зубы у большинства присутствуют лишь на верхней челюсти. Почти у всех развито среднее ухо. Состоящий из позвонков хвост заменён монолитной костью, имеющей почти исключительно туловищное происхождение; число позвонков сокращается у большинства видов до девяти, ограниченная гибкость позвоночника сохраняется в вертикальной (сагиттальной) плоскости, а не в горизонтальной (фронтальной), как у других низших тетрапод. Рёбра почти полностью редуцированы, кости предплечья и голени срастаются в непарные элементы. Оплодотворение внешнее, развитие с метаморфозом.

Весьма примитивны по общей организации водные лягушки семейства Пиповые (Pipidae). Правда их пожизненное пребывание в водоёмах считается результатом специализации, одно из проявлений которой — это отсутствие языка (бесполезного под водой). Лёгочное дыхание сохраняется. Крестцовое сочленение допускает продольное скольжение подвздошных костей с перемещением таза, которое удлиняет туловище, как и амплитуду гребка стопами при плавании. Семейство включает такие популярные виды, как обитающая в Африке гладкая шпорцевая лягушка (***Xenopus laevis***) и суринамская пипа (***Pipa pipa***) из Южной

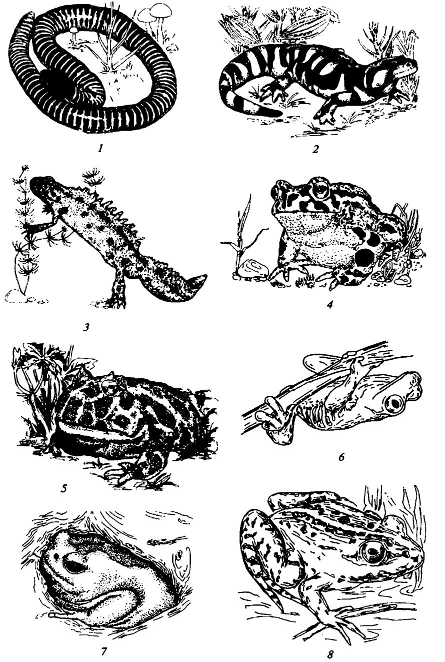


Рис. 109. Некоторые представители современных амфибий:

1 — паранская червяга (*Siphonops paulensis*) из отряда Безногие (Apoda); *2* — тигровая амбистома (*Ambystoma tigrinum*) из отряда Хвостатые (Urodela); *3* — обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris*) из хвостатых; *4* — зеленая жаба (*Bufo viridis*) из отряда Бесхвостые (Anura); *5* — рогатка (*Ceratophris* sp.); *6* — красноглазая квакша (*Agalychnis callidryas*); *7* — украшенная лягушка (*Rana ornatissima*); *8* — озёрная лягушка (*Rana ridibunda*)

Америки. Первая широко используется в качестве лабораторного объекта (она полиплоидна); кожа передних конечностей снабжена у неё вкусовыми почками, пальцы увенчаны острыми роговыми колпачками. Головастики кормятся путём фильтрации фитопланктона в «раздутой» глотке; изменённое устройство жаберного аппарата компенсировано ранним включением лёгочного дыхания. Пипа знаменита уникальной формой заботы о потомстве. При спаривании самец вдавливает яйца на спине самки в набухшую кожу, которая формирует глубокие ячейки, дающие им защиту и добавочное питание (за счёт диффузии из капилляров).

Примитивными считаются также проводящие основное время в воде жерлянки (род *Bombina*), европейские представители семейства Круглоязычные (Discoglossidae) — мелкие почти чёрные лягушки с пупырчатой кожей и яркими (красными, жёлтыми) пятнами на брюхе, которое они демонстрируют в защитной позе, предупреждая об эффективном токсине, присутствующем в секрете кожных желёз. Они не способны выбрасывать свой язык, их среднее ухо недоразвито, имеются короткие рёбра, а половинки плечевого пояса соединены подвижно, как у хвостатых. К этому семейству относится и упомянутая выше жаба-повитуха.

Для древолазов (семейство Dendrobatidae) из Центральной и Южной Америки характерны уникально ядовитые кожные выделения и сложное родительское поведение. Жабы, большинство которых принадлежит роду *Bufo* в обширном семействе Bufonidae, — довольно крупные (до 30 см) и относительно коротконогие существа. Как правило, они обладают бугристой кожей из-за обильных желёз, в том числе так называемыми паротидами, вздутым парным скоплением ядовитых кожных желёз в околоушной, лопаточной области. Яд весьма эффективен, хотя слабо действует на человека. В России серая жаба (*B. bufo*) тяготеет к жизни в лесах, а зелёная жаба (*B. viridis*; рис. 109, *4*) — к открытым пространствам, включая сухие степи. Она терпима к дегидратации, способна зарываться в грунт, к тому же у неё понижена проницаемость кожи для воды (утолщен роговой слой эпидермиса). Широко распространённая (исходно американская) жаба-ага (*B. marinus*) высоко токсичным ядом защищена от хищников, хорошим развитием лёгочного дыхания и сравнительно многослойным ороговением кожи — от быстрых потерь влаги. Она терпима к солоноватым водам (отсюда видовое название «морская»), обладает пластичным поведением, даже способна хватать находимую по запаху неподвижную добычу.

Южноамериканские рогатки рода *Ceratophrys* (рис. 109, *5*) из близкой к жабам группы лептодактилид — серьёзные хищники, заглатывающие целиком добычу, лишь слабо уступающую им размерами. Их огромная голова с широким ртом и прочными окостенениями черепа снабжена сильными мышцами и кинжалообразными зубами. В сухой сезон они зарываются в грунт и формируют подобие кокона, форсируя ороговение эпидермиса. К той же группе относится уникально крупная лягушка, живущая в глубине холодного высокогорного озера Титикака — титикакский свистун (*Telmatobius culeus*), который не поднимается на поверхность, а дышит исключительно с помощью очень свободной кожи, образующей крупные складки.

Одно из самых многочисленных семейств — Квакши (Hylidae). В большинстве это древесные лягушки, как, например, красноглазая квакша (*Agalychnis* callidryas, рис. 109, *6*) из Центральной и Южной Америки, — небольшие, с присасывательными дисками на концах пальцев, липкой грудью. Часть видов способна именять окраску в зависимости от окружающего фона. Относительно толерантны к

влагопотерям, которых трудно избежать, проводя целый день в кроне. Оба вида квакш России — представители обширного рода *Hyla*. Веслоногие, или летающие, лягушки (семейство Rhacophoridae) из Африки, Южной Азии и Австралии обитают в кронах деревьев. Обширные перепонки между длинными пальцами стопы и кисти позволяют им совершать парашютирующие прыжки, преодолевая по горизонтали дистанцию до 12 м. Личинки проводят первые дни в гнёздах из пены, которые быстро сооружаются при спаривании и приклеиваются к листьям над водой. Настоящие лягушки (семейство Ranidae; рис. 109, *7*, *8*) распространены почти повсеместно, кроме юга Южной Америки. Внешне весьма разнообразны, длина тела может превывышать 35 см, а масса достигает 3,5 кг. Почти все размножаются в воде. Кормятся в основном насекомыми, хотя более крупные, даже наша озёрная лягушка (*Rana ridibunda*, рис. 109, *8*) могут поедать птенцов. Самцы африканской волосатой лягушки (*Trichobatrachus robustus*, из близкой к настоящим лягушкам группы артролептид) несут на задней части туловища и бёдрах богатые капиллярами волосовидные кожные придатки, при помощи которых, возможно, аэрируют воду в гнезде (за счёт принесённого в лёгких воздуха).

Отряд Хвостатые амфибии (Caudata, Urodela)

Тело продолговатое с длинным хвостом (рис. 109, *2*, *3*). В норме — четвероногие, но у некоторых видов конечности существенно редуцированы. Длина тела колеблется от 0,1 до 1,5 м. Подавляющее число видов ведёт водный образ жизни, но есть немало и наземных видов, есть пещерные и даже древесные. Распространены преимущественно в умеренном поясе Северного полушария, но несколько видов заходят в тропики в Центральной и на севере Южной Америки. Немало обладателей узких и разорванных ареалов, что свидетельствует о древности и реликтовом характере группы.

Среди кожных желез клоакальные, подбородочные и щёчные, или верхнегубные, выделяют секреты феромонального назначения, регулирующие брачное ухаживание. Большинство размножается в воде. У углозубов (семейство Hynobiidae) и скрытожаберников (Cryptobranchidae) оплодотворение наружное, у остальных — внутреннее, путём передачи сперматофора (см. с. 219). Развитие с метаморфозом или прямое (у наземных видов), встречается размножение в личиночной стадии (неотения), способствующее сохранению личиночных признаков у половозрелых животных (педоморфоз). Размножающаяся личинка американской тигровой амбистомы (*Ambystoma tigrinum*; рис. 109, *2*), так называемый аксолотль, может пройти метаморфоз и превратиться в имаго (под влиянием гормонов щитовидной железы, в природе — при более высокой температуре воды), но несколько других видов из Южной Америки такую возможность утратили (угревидная амфиума *Amphiuma means*, большой сирен *Siren lacertina*). Многие виды вторично утратили лёгкие и вместе с ними малый круг кровообращения, дышат только кожей и покровами ротоглоточной полости, имеют двухкамерное сердце. У исполинских саламандр (*Andrias*) из скрытожаберников лёгкие редуцированы, зато кожа дополнительно растянута и образует заметные складки (как у упомянутого выше титикакского свистуна).

Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii*), обладатель очень широкого ареала, захватывающего зону вечной мерзлоты и местами выходящего за По-

лярный круг, адаптирован к низким температурам — выдерживает охлаждение до −6 °С, активен при 0 °С, а при нагреве выше 25 °С погибает. Свыше полусотни видов, больше, нежели среди амбистомид (37). Ещё крупнее семейства Саламандровые (Salamandridae, 90 видов) и Безлёгочные саламандры (Plethodontidae, около 400 видов). Распространённая в Западной и Центральной Европе пятнистая саламандра (*Salamandra salamandra*) может спариваться на суше (тогда сперматофор передаётся при непосредственном контакте), после чего яйца многие месяцы инкубируются в яйцеводах, при рождении личинки готовы к вылуплению. У альпийской, или чёрной, саламандры (*S. atra*) в каждом яйцеводе развивается около года (до рождения) лишь одна личинка с огромными наружными жабрами; она плавает в питательной жидкости, образовавшейся из остальных яиц. К этому семейству относятся также тритоны, в частности обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris*; рис. 109, *3*). Безлёгочные саламандры населяют в основном Северную Америку, хотя несколько родов проникли в Южную Америку, а два вида — в Европу. Утрату лёгких и левого предсердия связывали с переходом к постоянному обитанию в водоёмах, после чего многие вернулись к сухопутному образу жизни. Однако стоит учесть, что это в основном мелкие (порядка 10 см длиной) и тонкотелые формы, у которых благодаря пропорциям кожное дыхание особенно эффективно. Освобождённый от связи с дыханием подъязычный аппарат у многих приобрёл длинную копулу и используется для выбрасывания языка при кормёжке (например, у европейской пещерной саламандры *Hydromantes genei*). Безлёгочные саламандры обнаруживают весьма продвинутые адаптации к сухопутному образу жизни. Многие виды размножаются исключительно на суше. Самец передаёт сперматофор самке непосредственно в клоаку; самка охраняет яйца (отложенные иной раз через много месяцев), обвив их кольцом, до самого метаморфоза. У живущей на западе США древесной саламандры (*Aneides lugubris*) оба родителя агрессивно охраняют размещённую в дупле или под корой кладку, а длительно развивающиеся в яйцевых оболочках личинки не имеют ни наружных жабр, ни жаберных щелей. Корм хвостатых земноводных составляют главным образом черви, мелкие членистоногие и моллюски.

Отряд Безногие амфибии, или Червяги (Gymnophiona, Apoda, Caecilia)

Распространены в Южной Америке, Западной и Восточной Африке, в Юго-Восточной Азии, на Цейлоне и Сейшельских островах.

Для всех безногих, например паранской червяги *Siphonops paulensis* (рис. 109, *1*), характерно продолговатое тело с отчётливыми кольцевидными сегментами кожи, которых у рыбозмея *Ichthyophis glutinosus* может быть до 400 штук. Длина тела — до 40—45 см, у одной из настоящих червяг (*Caecilia*) — до 117 см. Хвост отсутствует, так что клоака открывается на заднем конце тела. Свободные конечности редуцированы вместе с поясами. Функционирует только левое лёгкое, у водных видов редуцируются оба лёгочных мешка. Глаза сильно редуцированы и скрыты под кожей. Перед каждым глазом в особой ямке располагается выдвижное щупальце, наделённое, как считается, осязательными и хеморецепторными функциями. У представителей рода Настоящие червяги и некоторых других в глубине кожи, близ заднего края каждой поперечной складки располагается кольцевое

скопление круглых чешуек из минерализованного коллагена, каждая меньше 1 мм в диаметре (единственный случай сохранения чешуй у современных амфибий). Кожные железы, размещённые впереди от них, выделяют обильный слизевой секрет, облегчающий продвижение в почве. Череп, при помощи которого червяги прокладывают себе путь в грунте, стегального типа (в виде сплошной крышки с отверстиями ноздрей и глазниц); он прочен и окостеневает более полно, чем у других современных амфибий, многие окостенения сливаются в комплексы. Два ряда мелких острых зубов на верхней челюсти, 1—2 ряда на нижней.

Половой диморфизм у большинства видов выражен слабо. Внутреннее оплодотворение осуществляется с помощью совокупительного органа самца (вырост клоакальной стенки). Крупные яйца откладываются в воду или развиваются вне воды (в норах), при этом самец увлажняет их слизью. Водные виды (около 30 %) живородящи. Личинка развивается в воде или проходит весь цикл развития в яйцевых оболочках. У живородящих, помимо запаса желтка в яйцеклетке, эмбрионы получают дополнительное питание в виде эпителия стенки яйцевода, который скребут кожными зубками. Взрослые особи большинства видов ведут скрытный подземный роющий или водный образ жизни, продвигаясь в подстилке и влажной почве за счёт изгибания тела, питаются червями, другими беспозвоночными, но также и мелкими змеями. Некоторые кормятся муравьями и термитами, обитая внутри их построек.

Выход позвоночных животных на сушу и эволюционная история амфибий

Судя по огромному видовому разнообразию костных рыб, их непревзойдённой адаптивной пластичности, они замечательно приспособлены к обитанию в водной среде. Тем удивительнее выглядит их, на первый взгляд, совершенно авантюрное выселение в несвойственную им наземную среду обитания. Правда, использование суши вполне доступно некоторым современным представителям костистых рыб. Угри преодолевают по суше значительные расстояния, перебираясь из одной водной системы в другую, анабас *Anabas testudineus* (семейство Лабиринтовые, Anabantidae) мигрирует из высохшего водоёма в сохранившийся, как и кошачий сомик *Clarias batrachus* (Claridae, Siluriformes). Последний энергично изгибает передний конец тела вбок, скажем направо, цепляется за грунт прочным оттопыренным шипом правого грудного плавника и тем самым продвигается вперёд. Одновременно он выпрямляет предварительно загнутый влево хвост, с опорой на него накреняет тело направо, наваливаясь на шип, и толкает тело вперёд.

Ряд видов успешно охотится вне воды (некоторые сомовые, мурены, илистый прыгун *Periophthalmus*) или даже использует воздушное пространство для планирования (морские летучие рыбы) и активного машущего полета (рыба-топорик *Carnegiella myersi* из Южной Америки, африканская рыба-бабочка *Pantodon buchholzi*, как и упомянутая выше клинобрюшка). И всё-таки этот набор небезынтересных примеров никак не назовёшь действительным переходом к наземному существованию. Другое дело лопастепёрые (мясистолопастные) рыбы позднего девона и карбона. Они и их близкие потомки не только сумели освоить зоны мелководий, где ползали, наполовину высовываясь над водой, но и дали начало

всем будущим наземным позвоночным. Но нелегко было решить, который из двух инфраклассов лопастепёрых — Двоякодышащие или Рипидистии — сыграли роль предковой группы для всех четвероногих.

На протяжении почти 100 лет считалось, что эту роль сыграли двоякодышащие. И к этому существует немало оснований. Этих рыб сближают с земноводными такие особенности черепа, как переход от гиостилии к аутостилии, наличие хоан, сохранение большого количества хрящевой ткани и т.д. Далее, у представителей обеих групп лёгочные вены впадают в сердце (в левое предсердие), замыкая малый круг кровообращения, брюшная аорта начинается от артериального конуса сердца, разделённого продольным спиральным клапаном на каналы, строение и расположение гортанной щели одинаковы, сходно развит эндолимфатический проток внутреннего уха и т.д. Наконец, индивидуальное развитие двоякодышащих поразительно совпадает с онтогенезом амфибий, начиная с характера дробления и до формирования личинки с наружными жабрами.

И всё же есть существенные препятствия, которые не позволяют считать двоякодышащих (с учётом всех вымерших представителей) подходящей предковой группой для наземных позвоночных. Двоякодышащие наделены совершенно специфической зубной системой (см. с. 163), которая уже с девона стала их характерным признаком и сохранилась до современности, не проявившись ни у кого из четвероногих. Древнейшие девонские амфибии сохраняли следы внутричерепного кинетизма (см. далее), который не был обнаружен у двоякодышащих. Наконец, парные конечности двоякодышащих рыб устроены совершенно иначе, чем у древнейших девонских амфибий.

Совсем по-другому выглядит морфологический анамнез Crossopterygii (т.е. запечатлённая в морфологии информация об их эволюционной истории). Эти специализированные пресноводные хищники были в позднем палеозое наиболее массовой группой, особенно Rhipidistia (см. рис. 89, *E*, 110, *А—Г*), просуществовавшие со среднего девона до ранней перми.

Если судить по морфологическим особенностям рипидистий из отряда Osteolepiformes, в частности, по его наиболее изученному представителю — *Eusthenopteron*, — то прежде всего обращает на себя внимание присутствие на сошниках, нёбных и наружных крыловидных костях характерных крупных зубов («клыков»; рис. 110, *В*, *9*), таких же, как и у древних амфибий — лабиринтодонтов. Эти крупные зубы образованы тонкой пластинкой дентина, собранной в остроконечный конус с глубокими продольными складками, напоминающий узкий плиссированный шатёр. Его полость зажата и превращена в систему извилистых щелей, которые своим рисунком на поперечном шлифе зуба напоминают лабиринт. Поэтому такие зубы и названы лабиринтовыми. Эти зубы многократно сменялись, и вблизи основания каждого из них можно видеть формирующийся новый зуб, который должен прийти на смену старому. Эта же схема замены зубных рядов присуща и амфибиям, и рептилиям.

Покровные кости крыши и нёбного свода черепа кистепёрых создавали мозаику, близко соответствующую таким же элементам черепа лабиринтодонтов. В самой черепной коробке рипидистий (как у современной латимерии) существовала особенность, которая резко отличала их от других костных рыб, включая двоякодышащих: нейрокраниум кистепёрых (рис. 110, *Г*) поделён на два блока — передний, этмосфеноидный (*13*), и задний, отико-окципитальный (*14*), соединявшиеся между собой подвижно. Этот промежуток (*10*) располагался

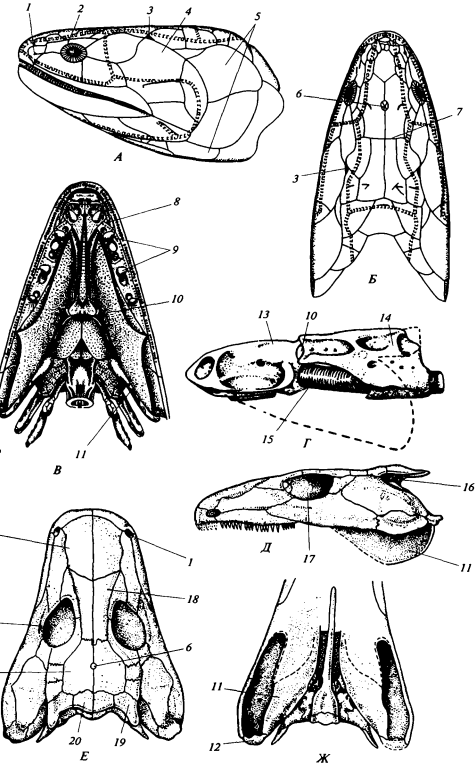

1
2
3
4
5
A
6
7
3
Б
8
9
10
12
11
В
13
10
14
15
Г
16
Д
17
11
22
1
18
17
6
21
20
19
Е
11
12
Ж

Рис. 110. Особенности черепа кистепёрой рыбы (рипилистии *Eusthenortepon*, *А—Г*) и ранних земноводных (*Д—Ж*). На *Г* показан мозговой череп (панцирь из покровных костей и кости висцерального черепа удалены). *А*, *Г*, *Д* — вид сбоку; *Б*, *Е* — вид сверху; *В—Ж* — вид снизу:

1 — ноздря; *2* — склеральные окостенения в глазнице; *3* — брызгальце; *4* — щёчные кости; *5* — жаберная крышка; *6* — отверстие теменного органа; *7* — гибкая зона крыши черепа; *8* — хоана (внутренняя ноздря); *9* — клыкообразные лабиринтовые зубы; *10* — промежуток между блоками мозгового черепа; *11* — крыловидная кость; *12* — квадратная кость; *13* — этмосфеноидный блок; *14* — отико-окципитальный блок; *15* — хорда в промежутке блоков мозгового черепа; *16* — ушная вырезка; *17* — глазница; *18* — лобная кость; *19* — таблитчатая кость; *20* — заднетеменная кость; *21* — теменная кость; *22* — носовая кость

чуть впереди от выхода V нерва и соответствовал границе между парахордалиями и трабекулами (см. с. 67).

Блоки надёжно соединены между собой покровными костями крыши черепа (рис. 110, *Б*), с которыми они прочно срослись. Над промежутком между блоками (рис. 110 В, Г, *10*) проходит поперечный гибкий шов (рис. 110, *7*) между теменными и заднетеменными костями, благодаря которому блоки взаимно подвижны. Кроме того, они связаны хордой (рис. 110, *Г*, *15*), которая пронизывает под мозгом задний блок и упирается передним концом в задний торец переднего. Поскольку жидкое внутреннее содержимое хорды находится под давлением (см. с. 7—9), она толкает вперёд низ переднего блока и вызывает задирание рыла, которое контролируется специальной противодействующей ему мышцей. Такое задирание рыла имеет для преследующего хищника важное приспособительное значение, поскольку позволяет раскрывать пасть точно навстречу добыче, за счёт симметричного разведения челюстей; иначе для этой цели пришлось бы при открывании рта задирать всю голову.

У ранних амфибий взаимная подвижность частей мозговой капсулы уже заблокирована разросшимся назад парасфеноидом, но следы разделения черепной коробки ещё заметны. Латеральные («щёчные») окостенения покровного черепа и жаберная крышка рипидистий были непосредственно связаны с передним блоком нейрокраниума и отделены от заднего щелью, где располагалось брызгальце (рис. 110, *А*, *Б*, *3*). У лабиринтодонтов эта щель превратилась в так называемую ушную вырезку (рис. 110, *Д*, *16*), в ней потом и расположилось среднее ухо наземных позвоночных с барабанной перепонкой.

Наконец, скелет парных плавников кистепёрых достаточно близко соответствовал его строению в передних и задних конечностях палеозойских амфибий (см. рис. 113). Скелет грудного плавника (рис. 111, *А*) был представлен цепочкой из четырех несколько уплощенных члеников, причем от переднего края каждого из них отходил более тонкий членик в виде луча. В этой схеме нетрудно найти элементы, соответствующие плечевой кости (*4*), обеим костям предплечья (*1*, *3*) и нескольким костям кисти (*2*). Сходно был построен и скелет более короткого брюшного плавника.

По современным представлениям, именно рипидистиям довелось быть общими предками для амфибий и всех остальных наземных позвоночных. К сожалению, отпечатков мягких тканей, позволяющих судить о строении внутренних органов

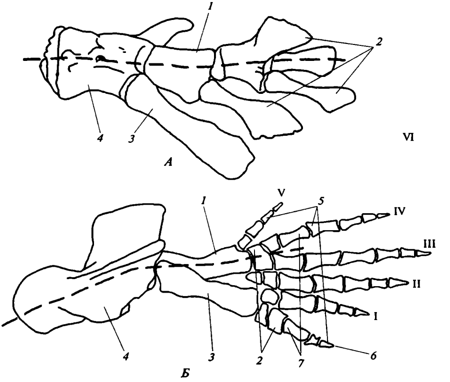


Рис. 111. Строение скелета передней конечности у кистепёрой рыбы *Eusthenopteron* из группы рипидистий, близкой к корням наземных позвоночных (*А*), и примитивного земноводного, карбонового стегоцефала *Tulerpeton* (*Б*). Пунктиром показана членистая ось:
1 — локтевая кость; *2* — кости запястья; *3* — лучевая кость; *4* — плечевая кость; *5* — фаланги пальцев; *6* — предпервый палец; *7* — кости пясти; I—V — номера пальцев

рипидистий, пока не найдено. И латимерия не может восполнить этот пробел, поскольку группа Actinistia (или Coelacanthini), к которой она принадлежит, стоит слишком далеко от предков тетрапод, как и выжившие двоякодышащие. Она ещё в девоне вернулась из пресных вод в море и никогда не имела тех ключевых признаков, которыми были отмечены пресноводные кистепёрые (Rhipidistia).

Что же заставило пресноводных кистепёрых покинуть их первородную среду обитания и переселиться в другую, им не свойственную?

В настоящее время уже построена версия, достаточно правдоподобно вскрывающая детали этого процесса и направлявшие его предпосылки. Он разворачивался на суперконтиненте Лавруссия, или «Старом Красном Материке», в конце девона, от 385 до 365 млн лет назад. Этот материк представлял собой объединение современных территорий Северной Европы и Северной Америки с Гренландией и Скандинавией в центре и располагался тогда в области экватора. Он был занят в основном низинами, солоноватоводными лагунами и огромными тропическими болотами, таким образом, грань воды и суши была размыта, что облегчало выход позвоночных из воды. На причастность этого региона к выходу рыб на сушу

указывали сделанные в Гренландии ещё в 1930-х годах XX в. находки девонских амфибий — ихтиостеги и акантостеги.

В конце девона атмосфера была беднее кислородом, чем теперь, — содержала его всего 15 % (сечас 21 %), а концентрация углекислого газа была выше нынешней в 10 раз, что создавало благоприятные условия для интенсивной продукции фотосинтеза. Гниение органических остатков в водах препятствовало накоплению кислорода. Это требовало от рыб обязательной адаптации к дыханию атмосферным воздухом и ознаменовалось развитием лёгких, позже преобразовавшихся у большинства костных рыб в гидростатический орган (плавательный пузырь). Обслуживание вентиляции лёгких для рыб, обладавших панцирем из ромбических космоидных чешуй, по-видимому, не составляло проблемы и осуществлялось аналогично механизму, описанному ранее для многопёра (см. с. 165).

На суше появился новый пищевой ресурс в виде настоящих наземных беспозвоночных. Это были черви, лёгочные моллюски и членистоногие — скорпионы, многоножки, бескрылые насекомые. Надо признать, что челюстной аппарат и мощные лабиринтовые зубы кистепёрых были не самым подходящим механизмом для освоения такой мелкой пищи. Но обнаружены и более подходящие объекты для «клыков» кистепёрых рыб — это антиархи (см. с. 187; рис. 89, *Б*), предположительно растительноядные панцирные рыбы (класс Placodermi), вероятно, также обладавшие своеобразными лёгкими и способные при помощи своих бронированных грудных плавников ползать по мелководью и литорали.

В 1970-х годах на территории Литвы найдены скелеты кистепёрой рыбы пандерихта с ромбической чешуей (*Panderichthys rhombolepis*; рис. 112, *А*) и длиной тела в 1 м, у которой глаза были выставлены вверх, как у крокодила. Спинные

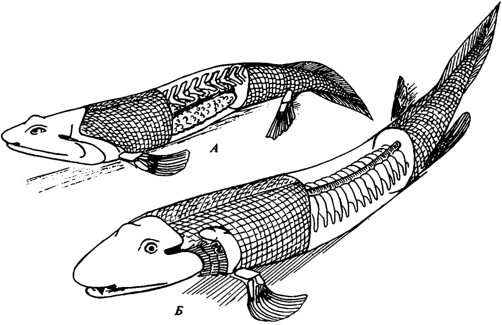


Рис. 112. Реконструкции пандерихта (*А — Panderichthys rhombolepis*) и тиктаалика (*Б — Tiktaalik roseae*). Рисунок А. Н. Кузнецова

плавники у пандерихта отсутствовали, хвост был укорочен, а туловище удлинено, так что брюшные плавники оказывались смещенными назад. Они служили ему задней опорой при ползании по прибрежным отмелям и литорали с использованием техники кошачьего сома (см. с. 230). Любопытным образом остатки пандерихта найдены в скоплении скелетов антиархов, что подтверждает предположение об их специфических экологических связях.

В 2004 г. американскому палеонтологу Нилу Шубину, целенаправленно искавшему новых участников процесса тетраподизации на территории бывшей Лавруссии в девонских отложениях, удалось найти на о. Элсмира (заполярный архипелаг Канады) еще более продвинутую, чем пандерихт, переходную форму от рипидистий к четвероногим, которую по эскимосской классификации рыб назвали тиктааликом (*Tiktaalik roseae*; рис. 112, *Б*). Это было существо длиной до 2 м, с выставленными вверх глазами и без спинных плавников, как и у пандерихта. Но вдобавок у него не было основной части жаберной крышки, так что жабры, видимо, были открыты и могли участвовать в дыхании на воздухе (в условиях высокой влажности высыхание им особенно не угрожало). Из-за редукции верхних костей плечевой пояс уже не был связан с черепом, что в дальнейшем послужило основой для развития шеи настоящих четвероногих. В скелете грудного плавника, по сравнению с пандерихтом, увеличено количество мелких члеников, как бы предваряя появление пальцев, а их сочленения в параллельных лучах взаимно согласованы. Это придавало плавнику повышенную гибкость (как на рис. 112, *Б*) и позволяло тиктаалику отжиматься от субстрата. В целом нужно признать, что тиктаалик — необязательно рыба. Сохранение чешуи (ромбической) и отсутствие раздельных пальцев свидетельствует о том, что он — всё еще рыба, а редукция жаберной крышки и внутричерепной подвижности подводит к корням четвероногих.

В 1931 г. в Гренландии, т. е. также на территории Старого Красного Материка, были найдены остатки древнейших амфибий, возраст которых определён в 365 млн лет, — акантостеги (*Acanthostega*) длиной 0,7 м и ихтиостеги (*Ichthyostega*; рис. 113, *А*) с телом метровой длины. Их организация сохраняет максимальное количество рыбьих черт.

Мозаика покровных костей крыши черепа в достаточной степени соответствовала таковым рипидистий и одновременно карбоновых амфибий, а зубы сохраняли характерную лабиринтовую складчатость. Внутричерепная подвижность была утрачена, но сохранялась характерная поперечная щель позади гипофизарной ямки — остаток промежутка между этмосфеноидным и отико-окципитальным блоками. Их черепа ещё не утратили рудиментов жаберной крышки (рис. 113, *13*), пронизаны каналами боковой линии (тогда как у более поздних вторичноводных стегоцефалов на их месте имеются желобки), у акантостеги обнаружены признаки сохранения внутренних жабр, у обеих форм сохранялся упрощенный (дифицеркальный) хвостовой плавник (*14*). Лапы уникальны непривычным для нас большим количеством пальцев: у акантостеги их по 8, у ихтиостеги — 7, у найденного в Европейской России тулерпетона (*Tulerpeton*) — 6 (см. рис. 111, *Б*). Предполагают, что пальцы возникли ещё до выхода на сушу и что многопалость отражает приспособление к опоре на дно и подводную растительность при движении в густо заросшем водоёме (большое число относительно слабых пальцев выгодно, поскольку не нужна большая сила и под водой не существен вес лишних пальцев).

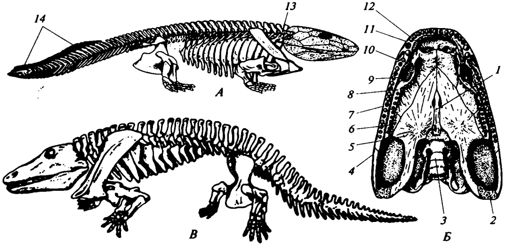


Рис. 113. Морфологические особенности некоторых вымерших амфибий:

А — скелет верхнедевонской ихтиостеги (*Ichthyostega*); *Б* — череп ихтиостеги снизу; *В* — скелет пермского стегоцефала *Eryops*, сравнительно хорошо адаптированного к сухопутной жизни; *1* — парасфеноид, короткий, как у кистепёрых рыб; *2* — квадратная кость; *3* — сохраняющий следы обособленности отико-окципитальный отдел мозговой капсулы; *4* — квадратноскуловая кость; *5* — крыловидная кость; *6* — поперечная кость; *7* — верхнечелюстная кость; *8* — нёбная кость; *9* — внутренняя ноздря (хоана); *10* — наружная ноздря; *11* — предчелюстная кость; *12* — сошник; *13* — обособленная кость жаберной крышки; *14* — хвостовой плавник

Можно констатировать, что рассмотренные ископаемые от пандерихта до тулерпетона образуют довольно плавный ряд, что подтверждает вероятность его соответствия реальной генеалогической линии тетрапод. Сопоставление всех приведённых материалов свидетельствует о том, что организация четвероногого позвоночного сложилась в условиях ползания по дну на мелководье, с постепенным нарастанием весовых нагрузок по мере того, как корпус этих животных всё сильнее высовывался из воды.

При дальнейшем освоении суши необходимо было создать действенную систему наземной локомоции, т. е. сформировать сильные рычажные парные конечности, способные поддерживать и перемещать тело животного, ставшего в наземных условиях почти в 800 раз тяжелее, перестроить осевой скелет, сформировав суставные соединения — сочленовные отростки между верхними дугами позвонков. Это дополнительно укрепило позвонки против взаимного смещения (особенно при нагрузке позвоночника на скручивание, сопутствующей наземному передвижению примитивными рысеподобными аллюрами; см. с.382, см. рис. 164, *Б*).

Серьёзные преобразования сопровождали у ранних амфибий адаптацию к воздушному дыханию. Неизбежно возникшие у наземных животных тенденции облегчения тела и развития кожного дыхания, которому препятствовал сплошной чешуйный покров, способствовали его редукции и замене механизма вентиляции лёгких, который ранее осуществлялся за счет упругих соединений ромбических чешуй. При унаследованном от рыб отсутствии грудной клетки временным выходом из положения стало использование глотки в качестве нагнетательного на-

соса, и такой механизм воздушного дыхания сохранился у земноводных по сей день. При этом рано наступившая замена гиостильной подвески челюстной дуги на аутостильную и ослабление поперечной подвижности половинок челюстной дуги (т. е. щёк) обусловили исключительную роль опускания и поднимания дна ротоглоточной полости (т. е. гулярного дыхания). Такой же ротоглоточный насос использовался кистепёрыми рыбами ещё в воде, для жаберного дыхания вода могла проходить внутрь не через рот, а через ноздри, открывавшиеся не только наружу, но и внутрь пасти (хоанами), что попутно обеспечивало омывание обонятельных мешков. У амфибий эти носовые проходы стали служить для вдыхания воздуха.

Наконец, требовалось перестроить все анализаторные и обменные системы с учётом иссушающего действия, иной плотности (в том числе оптической и акустической) и высокой подвижности воздушной среды.

В таксономии древних амфибий широко используются традиционные названия, которые когда-то вполне чётко соответствовали предполагаемым естественным группам, а ныне употребляются в собирательном смысле вследствие развития и дробности представлений о системе этих животных. Крупных, тяжёлых вымерших земноводных назвали стегоцефалами за сплошной костный щит, образующий крышу черепа (с отверстиями ноздрей и глазниц) — стегальный (крышечный) череп. Другой старый термин, «лабиринтодонты», возник благодаря присутствию у них лабиринтовых зубов.

Уже в карбоне лабиринтодонты утратили большую часть признаков кистепёрых рыб, ещё сохранявшихся у ихтиостеги: исчезли армированная костяными лучами лопасть хвостового плавника, последний остаток жаберной крышки и щель между этмосфеноидным и отикоокципитальным блоками черепной коробки (её место отмечено швом между основной клиновидной и основной затылочной костями, который перекрыт снизу длинным парасфеноидом). Лабиринтодонты были в большинстве своём пресноводными или околоводными формами как мелких, так и крупных размеров и просуществовали до триаса.

Расцвет карбоновых и пермских лабиринтодонтов послужил основой для формирования нескольких эволюционных линий наземных позвоночных (рис. 114). Во-первых, это были темноспондильные стегоцефалы (Temnospondyli; *7*) — пожалуй, наиболее типичные представители древних земноводных. Вторая группа, антракозавры, или батрахозавры (Anthracosauria; *11*, *12*), обнаружила определённые тенденции преобразований в сторону организации рептилий (*13*). Наконец, третья группа, тонкопозвонковые амфибии (Lepospondyli; *2*), включала разнообразные мелкие и порой довольно странные формы.

Среди темноспондильных амфибий в карбоне и перми на фоне многочисленных полуводных представителей заметна тенденция выработки достаточно глубокой сухопутной организации, но позже, возможно, под влиянием уже появившихся рептилий, стегоцефалы на суше отступили, и из триаса известно лишь несколько вторично-водных групп, только одна из которых дожила до ранней юры. Для карбоновых и пермских темноспондильных характерны весьма примитивно устроенные позвонки (рис. 115, *Б*) — рахитомные (rhachitomi означает «усеченные сегменты»). Вместо консолидированных тел позвонков, какие свойственны современным четвероногим, у них имелись треугольные и ромбические пластинки (по три пары на сегмент), неспособные сами по себе нести функцию несжимаемого позвоночного столба и лишь образовывавшие поверхностную броню для хорды и

Рис. 114. Схема эволюционных отношений между различными группами амфибий:

1 — кистепёрые рыбы — рипидистии; *2* — лепоспондильные (тонкопозвонковые) амфибии; *3* — нектридеи; *4* — микрозавры; *5* — современные безногие амфибии (отряд Apoda); *6* — современные хвостатые амфибии (отряд Urodela); *7* — тёмноспондильные лабиринтодонты, представитель — эриопс; *8* — современные бесхвостые амфибии (отряд Anura); *9* — древнейшие амфибии ихтиостегиды (девон); *10* — антракозавры (или батрахозавры); *11* — водные хищники — эмболомеры, представитель — эогиринус; *12* — близкие к рептилиям сеймуриаморфы, представитель — сеймурия; *13* — путь к амниотам

основу для крепления миосепт. Многие водные триасовые группы сделали в этом отношении шаг вперед, развив цилиндрические тела позвонков из оснований нижних дуг — так называемые стереоспондильные позвонки (рис. 115, ***В***).

В менее многочисленной группе, у антракозавров, также известны водные формы, например эмболомерные (Embolomeri; буквально — «многопробочные»), приобретшие цилиндрические тела позвонков особого состава — из двух шайб (рис. 115, *Г*), сформированных теми же источниками, которые развиты в рахитомном позвонке. Среди более поздних, пермских антракозавров наиболее интересны сеймурии (*Seymouria*; рис. 115, *Д*), занимающие переходное положение от амфибий к рептилиям. В середине XX в. их ещё считали рептилиями, но потом нашли признаки наружных жабр у мелких особей (очевидно, водных личинок).

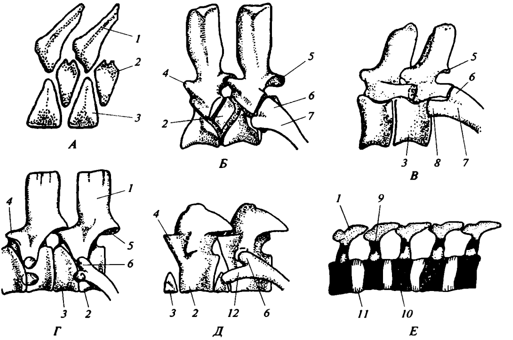


Рис. 115. Позвонки кистепёрой рыбы и амфибий. Вид сбоку:

А — рахитомные позвонки кистепёрой рыбы (рипидистии) *Osteolepis*; *Б* — рахитомные позвонки стегоцефала *Eryops*; *В* — стереоспондильные позвонки стегоцефала *Mastodonsaurus*; *Г* — эмболомерные позвонки стегоцефала *Archeria*; *Д* — позвонки близкого к рептилиям антракозавра *Seymouria*; *Е* — лепоспондильные позвонки современного хвостатого земноводного *Ranodon sibiricus* (личинки длиной 30 мм; костная ткань темная в результате окраски); *1* — невральная дуга; *2* — плевроцентр (=центр); *3* — гипоцентр (=межцентр); *4* — передний сочленовный отросток; *5* — задний сочленовный отросток; *6* — бугорок ребра; *7* — ребро; *8* — головка ребра; *9* — поверхностное (перихондральное) окостенение невральной дуги; *10* — тело позвонка в виде тонкостенного костного цилиндра; *11* — хорда; *12* — шейка ребра

Их череп не так сплющен сверху вниз, как у типичных стегоцефалов, более узок и высок, будто свободен от роли нагнетательного гулярного насоса, что позволяет заподозрить способность этих существ к рёберному дыханию (как у рептилий). Здесь цельные (т.е. не покрывающие, а вытеснившие хорду) тела позвонков образованы почти исключительно за счет задней из двух шайб эмболомерного позвонка (плевроцентра; *2*) — как и у всех вышестоящих позвоночных.

Тонкопозвонковые (Lepospondyli), жившие в карбоне и самом начале пермского периода, производят впечатление гетерогенного объединения, в пределах которого разные группы вероятно имеют независимое (и загадочное) происхождение, а взаимное сходство все они могли приобрести благодаря отпечатку, который наложила на их организацию миниатюрность (например, это редукция окостенений скелета). Общая черта, которой придается большой вес в систематике, — это позвонки (рис. 115, *Е*), развивающиеся в эмбриогенезе сразу в виде тонкостенных цилиндрических манжет (*10*) вокруг хорды без хрящевого зачатка.

Современные бесхвостые амфибии (Anura), скорее всего, произошли от позднекарбоновых представителей группы Temnospondyli. При этом бесхвостые пошли по эволюционному пути соскока в воду при приближении хищника (это были древние рептилии). Древнейшие настоящие бесхвостые современного типа известны с триаса (мадагаскарский *Protobatrachus*). Лепоспондиальные предки хвостатых (Urodela) обитали в обширных горных озерах, с личиночной стадией, растянутой на много лет. Первые хвостатые амфибии известны из средней юры.

Происхождение безногих (Apoda) амфибий связывают с микрозаврами из группы Lepospondyli. Это были роющие формы, многим напоминавшие червяг. Первая ископаемая червяга, еще имевшая конечности, известна из ранней юры.

Значение и охрана амфибий

Основная причина снижения видового разнообразия и численности бесхвостых амфибий — изменение условий существования большинства видов, а также расселение человеком чужеродных видов животных с повышенной конкурентной способностью (например, африканской шпорцевой лягушки в южной Калифорнии или жабы-аги в восточной Австралии). Наибольший ущерб причиняют вырубка лесов, осушение водоёмов, применение химикатов и выжигание травы для ускоренного возобновления пастбищного ресурса. Серьёзный вред наносит также вызываемая хозяйственной деятельностью человека фрагментация растительных сообществ, что приводит к снижению уровня гетерозиготности в популяциях животных и, следовательно, к снижению их генетического разнообразия и жизнеспособности.

Снижение численности и видового разнообразия амфибий вызвано также такой причиной, как переэксплуатация природных популяций этих животных в коммерческих, медицинских, любительских (коллекционерских) или научных целях. Известно, что во многих странах мира амфибии промышляются в огромных количествах для употребления в пищу, для изготовления сувениров, некоторых предметов обихода (кошельков, брелков и т. п.), чучел животных и т. д. В неменьшей степени многие виды амфибий служат источником сырья для фармацевтических препаратов или продуктов традиционного употребления в качестве препаратов лечебного или галлюциногенного назначения и т. д. При этом масштабы уничтожения могут достигать огромных величин и нередко приводят к полному исчезновению некоторых видов. К этому можно прибавить зачастую целенаправленное уничтожение многих видов амфибий из-за различного рода предрассудков и суеверий, инстинктивного чувства гадливости и неприязни, а то и явно преувеличенной оценки уровня опасности этих животных для здоровья человека.

Что касается употребления амфибий в пищу, то для этих целей их вылавливают во многих странах Европы, Азии, Африки и Америки. Наибольшей эксплуатации подвергаются лягушка-бык (*Rana catesbeiana*; Северная Америка), прудовая лягушка (*Rana lessonae*; Европа), тигровая лягушка (*Rana tigrina*; Юго-Восточная Азия) и крапчатая роющая лягушка (*Pixicephalus adspersus*; Африка). Например, в одних только Соединенных Штатах ежегодно добывается до 200 млн особей лягушки-быка (около 10 000 т), что приводит к заметному сокращению природных популяций этого вида, и это особенно тревожно, поскольку эти амфибии не поддаются искусственному промышленному разведению.

Огромное количество амфибий добывается для пищевых нужд в Китае, Бангладеш, Индонезии и Японии. Так, в Бангладеш, например, на рисовых чеках собирают до 80 млн животных ежегодно, что уже приводит к заметному снижению урожая риса из-за роста численности насекомых-вредителей.

Наконец, множество лягушек ежегодно вылавливается для учебных и исследовательских целей. Так, например, в 1970-х годах в США для этих нужд было выловлено свыше 15 000 000 леопардовых лягушек (*Rana pipiens*), так что численность их естественных популяций и в настоящее время остаётся пониженной.

Наибольший ущерб численности червяг наносит осушение их местообитаний, расширение посевных площадей или применение химических веществ для удобрения почвы или борьбы с вредителями.

АНАМНИИ И АМНИОТЫ

Характеристика амниот

Экологические различия анамний и амниот. Несмотря на то что в эволюции земноводных произошло столь важное событие, как выход из водной среды на сушу, в их организации сохраняется чрезвычайно много общих черт с рыбами, что даёт основания объединять их в группу анамний (Anamnia) и противопоставлять такой же группе высших наземных позвоночных, или амниот (Amniota), включающей пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Для представителей группы анамний характерна связь с водной средой обитания. И хотя земноводные проводят какую-то часть своей жизни на суше, их эмбриональное развитие, как правило, протекает в воде, включает стадию водной личинки. Адаптации к жизни в воде унаследованы ими от рыбообразных предков, не преодолена древняя связь с водной средой. Таким образом, анамнии — это первично-водные животные, для которых пресная вода является исходной средой обитания, а немногие случаи отклонений от этого правила (как способность зелёной жабы жить в сухой степи или лягушки-крабоеда — в солёной воде) явно вторичны, т.е. представляют собой результат сравнительно недавних частных преобразований.

Амниоты, в отличие от анамний, — настоящие наземные животные, окончательно преодолевшие связь с водной средой. Они имеют множество кардинальных адаптаций к сухопутной жизни, а характерный для многих форм водный образ жизни освоен ценой более поздних приспособительных изменений, т. е. носит вторичный характер. Таким образом, амниоты представляют собой первично-наземных животных, чьи сравнительно недавние предки также были всецело наземными существами.

Эмбриональные различия анамний и амниот. Яйцеклетка имеет у многих амниот сравнительно крупные размеры и богата желтком. Даже если его нет (у живородящих млекопитающих, обладателей микроскопического яйца), на ранних стадиях развития энтодерма формирует пустой желточный мешок, что свидетельствует о вторичности отсутствия желтка. У амфибий третичная оболочка яйца, образуемая стенками яйцевода, слаба и студениста. У яйцекладущих амниот (составляющих большинство), которые почти всегда откладывают яйца вне воды,

яйцевод формирует прочную оболочку, у черепах, крокодилов и птиц — твёрдую скорлупу, состоящую на 3 % из органических материалов, на 95 % из минеральных солей (в основном извести) и на 2 % из воды. Через поры скорлупы (диаметром до 20 мкм) осуществляется газообмен, но также испаряется влага. Скорлуповая оболочка эффективно защищает жидкое яйцо от внешних физических воздействий, удерживает от растекания. Наружный кутикулярный слой (высохшая слизь) толщиной в 5 мкм не препятствует газовой диффузии, но защищает яйцо от проникновения микроорганизмов. У рептилий, обладающих мягкой скорлуповой оболочкой (у гаттерии и чешуйчатых), возможно осмотическое поглощение воды из влажной окружающей среды. У птиц перед выделением скорлупы яйцевод формирует вокруг яйцеклетки белковую оболочку, которая предоставляет эмбриону дополнительную механическую защиту и запас воды.

У амфибий зародыш после вылупления попадает в окружающую воду в качестве личинки. Отсутствие такой среды у амниот компенсируется особым аппаратом, так называемыми зародышевыми оболочками (рис. 116). Эмбрион, распластанный по поверхности желтка в середине зародышевого диска (бластодермы), оказывается заключённым в особую камеру с водой, маленькую ячейку подходящей среды в неблагоприятном окружении. Перед началом формирования этой

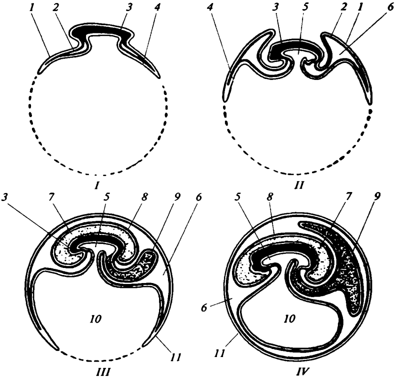


Рис. 116. Схема процесса формирования зародышевых оболочек в эмбриогенезе амниот (на примере птиц):

1 — эктодерма; *2* — мезодерма; *3* — тело зародыша; *4* — энтодерма; *5* — полость кишечника; *6* — внезародышевый целом; *7*— амниотическая полость; *8* — амнион; *9* — аллантоис; *10* — желточный мешок; *11* — сероза; *I* – *IV* — стадии образования амниона, аллантоиса и желточного мешка

камеры бластодерма образована двумя двухслойными пластами, между которыми размещён щелевидный внезародышевый целом. Внешний пласт — эктодерма и париетальный листок брюшины — приподнимается впереди и позади от зародыша подковообразными складками (рис. 116. *11*), которые затем смыкаются над ним, формируя полный двухслойный свод. Его наружный слой, сероза (serosa; рис. 116, *11*), прилегает к скорлупе, а внутренний — амнион (amnion; *8*) — выстилает упомянутую камеру, которая называется амниотической полостью (*7*) и заполнена амниотической жидкостью. Подобно естественной водной среде, она защищает зародыш (*3*) от высыхания и прикосновений, но непригодна для дыхания и выделения аммиака (который рыбы выводят через жабры). Эти её недостатки компенсирует так называемый зародышевый мочевой пузырь, или аллантоис (*9*). Он представляет собой обширный мешок, который отходит тонким стебельком от задней кишки зародыша (*5*) и заполняет пространство внезародышевого целома (*6*) под серозой (снаружи от амниона и желточного мешка), срастаясь с ней; в результате он подстилает большую часть поверхности скорлупы. В соответствии со своим названием зародышевый мочевой пузырь накапливает мочу. В наружной стенке аллантоиса, прилегающей к скорлупе, развивается густая сеть кровеносных сосудов, вступающая в газообмен с окружающим воздухом. Она соединена с телом зародыша и входит в особый, аллантоидный круг кровообращения, что позволяет аллантоису выполнять роль органа дыхания. Он получает кровь по пупочным артериям, ветвям общих подвздошных артерий, а возвращает её в организм по непарной пупочной вене, впадающей в вены большого круга (через воротную вену печени). Таким способом подключения аллантоидного круга обусловлен смешанный характер зародышевого кровообращения, причём без малейшего шанса на неполное смешивание и хотя бы частичное разделение артериальной и венозной крови.

Итак, внезародышевые оболочки — амнион и аллантоис, — формирующиеся в ходе эмбрионального развития высших позвоночных, полностью сняли их зависимость от водной среды в период эмбрионального развития и сделали их окончательно наземными.

Перенос эмбриональных стадий в наземные условия создал ряд серьёзных проблем — он исключил из индивидуального развития личиночную стадию, которая позволяет анамниям, например лягушкам, использовать отдельную экологическую нишу для сбора и накопления материала, необходимого при построении тела детёныша. Это ограничение было компенсировано запасённым в яйце питательным материалом, объём которого должен быть достаточно велик.

Вода в яйцах с жёсткой скорлупой запасается преимущественно в белковой оболочке (в курином яйце — до 88 %); 11 % в ней составляют белки и 1 % — углеводы и минеральные соли. Желток также на 50 % состоит из воды, на 16 % — из белков и на 32 % — из жиров. У гаттерии и чешуйчатых рептилий проницаемая для воды кожистая скорлупа яиц сильно растяжима. В этих яйцах нет белковой оболочки и вода в ходе развития эмбриона поступает извне. Поэтому такие яйца не могут развиваться в сухом субстрате. У чешуйчатых рептилий, например у некоторых питонов, яйца к концу периода инкубации увеличиваются в объёме за счёт поглощаемой извне воды в 1,5—2 раза. У птиц, например курицы, яйца, напротив, теряют за 21-й день инкубации до 12,8 % массы за счёт испарения влаги.

Запасные вещества, например в икринках амфибий, обеспечивающие развитие эмбриона, на 71 % представлены белком, на 22 % — жирами желтка и на

7 % — углеводами. Такая пропорция выгодна, поскольку метаболизм белков (как и углеводов) требует в 2—2,5 раза меньше кислорода, чем утилизация жиров. При этом аммиак, конечный продукт метаболизма белков, легко диффундирует в водную среду, не причиняя вреда развивающемуся эмбриону.

У амниот соотношение используемых продуктов совершенно иное. Так, развитие куриного эмбриона на 91 % осуществляется за счёт окисления жиров желтка (распадающихся до диоксида углерода и воды), на 3 % — за счёт углеводов и всего на 6 % — за счёт белков, которые используются преимущественно в пластическом, а не в энергетическом обмене. Кроме того, в качестве конечного продукта азотистого обмена печень синтезирует из аммиака осмотически инертное и чрезвычайно мало растворимое вещество — мочевую кислоту, которая до вылупления птенца накапливается в аллантоисе.

Различия взрослых особей анамний и амниот. От наземных анамний (земноводных) амниот отличают многочисленные морфофункциональные новшества. Начать их рассмотрение удобно с одного фактора, которому вероятно принадлежала в этих преобразованиях ключевая роль, важное влияние на остальные процессы. Речь идет о грудной клетке, сформированной рёбрами в результате их подвижного соединения с грудиной. Расширяясь под действием специальных мышц, грудная клетка растягивает плевральную полость (отдел целома) и заключённые в ней лёгкие. Грудная клетка открыла возможность рёберного дыхания, которое принесло исчерпывающее решение проблеме полноценного использования лёгких. Она обеспечивает необходимую вентиляцию лёгких любого размера и любой сложности. Неудивительно, что лёгкие амниот принципиально отличаются своим внутренним строением от мешковидных и слабоячеистых лёгких амфибий. Дыхание амниот приобрело всасывательный характер, что потребовало развития неспадающейся трубки, трахеи с арматурой из хрящевых или костных колец. Рёберное дыхание освободило глоточную полость и череп от функции насоса, а покровы — от кожного дыхания. Первое повлекло за собой изменение пропорций черепа, ставшего в целом более высоким и узким в соответствии с требованиями биологии питания. Второе позволило отказаться от высокой диффузионной проницаемости кожи, требующей её поддержания во влажном состоянии. Кожа амниот защищена от высыхания многослойным пластом ороговевших клеток эпидермиса, а не постоянным выделением слизи, влекущим за собой значительные потери влаги. Процесс ороговения представляет собой переполнение клеток белком кератином, или кератогиалином, которое заканчивается их отмиранием и высыханием. Кератин прочен и химически устойчив, благодаря чему ороговение кожи даёт организму надёжную и всестороннюю защиту. Представителям двух классов амниот присущи сложно организованные роговые кожные придатки — перья и волосы, тогда как чешуи рептилий можно назвать роговыми лишь условно (поскольку они включают и неороговевший эпидермис, и кориум).

Достигаемая в результате ороговения кожи экономия влаги повышает независимость амниот от источников воды. Другой фактор экономии воды — это тазовая почка амниот (метанефрос), возникающая в эмбриональном развитии позже туловищной почки (см. рис. 46, *Г—Е*, *18*), позади неё. Она никогда не имеет открывающихся в целом мерцательных воронок (нефростомов) и снабжена собственным, вторичным мочеточником, возникающим как отросток конечного отрезка вольфова канала. Но главная особенность тазовой почки — это её способность к эффективному обратному всасыванию (реабсорбции) воды из первичной

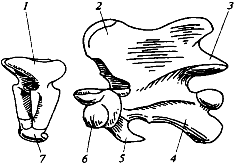


Рис. 117. Передние шейные позвонки — атлант и эпистрофей серого варана:

1 — невральная дуга атланта; *2* — невральная дуга эпистрофея; *3* — задний сочленовный отросток эпистрофея; *4* — плевроцентр (центр) эпистрофея; *5* — гипоцентр эпистрофея; *6* — зубовидный отросток эпистрофея — приросший плевроцентр (центр) атланта; *7* — гипоцентр (межцентр) атланта

мочи (клубочкового фильтрата), осуществляемому в канальцах. Благодаря этому амниоты выделяют высококонцентрированную мочу, затрачивая на выведение из организма продуктов распада сравнительно немного воды. Туловищная почка и вольфов канал сохраняют за собой у самцов ту же роль в репродуктивной системе, что и у амфибий, превращаясь соответственно в придаток семенника и семяпровод. У самок они редуцируются.

Усложнение общей конструкции тела амниот серьёзно затронуло строение позвоночника. Возникновение грудной клетки поделило туловищные позвонки на грудные (связанные рёбрами с грудиной) и поясничные, позади них. В удлинённом шейном отделе два передних позвонка изменены в ходе адаптации к высокой подвижности головы (рис. 117). Укороченный, кольцевидный первый позвонок (атлант) движется с повышенной свободой относительно второго позвонка (эпистрофея), его зубовидного отростка (*6*), представляющего собой не что иное, как приросшее тело первого позвонка. Как видим, сустав между первым и вторым позвонками нетипичным образом сдвинут вперёд, благодаря чему приближен к затылочно-позвоночному суставу. Этим сближением суставов достигнута концентрация гибкости позвоночника вплотную позади черепа. Крестцовый отдел позвоночника амниот всегда длиннее, чем у амфибий, — в нём не менее двух позвонков.

В кровеносной системе амниот ослаблено или даже устранено (у птиц и млекопитающих) смешение артериальной и венозной крови. Утрачены венозная пазуха и артериальный конус, даже у большинства рептилий, обладателей единого желудочка, лёгочная артерия обособлена от дуг аорты.

В центральной нервной системе амниот высшие ассоциативные центры расположены в конечном (переднем) мозге — в его донных образованиях (полосатых телах) и в новой коре (у млекопитающих). Необходимую предпосылку к исполнению такой роли составляют восходящие нервные пути, приносящие из нижележащих отделов в конечный мозг (исходно чисто обонятельный) информацию от всех остальных анализаторов.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ АМНИОТ

Амниоты объединяются по одному важнейшему общему признаку — способности размножаться на суше с помощью амниотических яиц. Происхождение этого способа размножения не имеет однозначного объяснения. Одни исследователи считают, что возможность освободиться от связи с водоёмами в процессе размно-

жения приобрела решающую роль у антракозавров (форм, близких к сеймурии), после того как те накопили прогрессивные признаки наземного существования, в частности, усовершенствовали наземную локомоцию, широко освоили наземные местообитания и новые источники пищи. В результате они постепенно перешли к откладке амниотических яиц (или к живорождению). В обоих случаях оказалось необходимым внутреннее оплодотворение, осуществляемое в начальном отделе яйцевода (где ещё не возникла скорлупа — третичная яйцевая оболочка, формируемая стенками яйцевода).

Другие авторы указывают на трудности размножения в пресноводных водоёмах каменноугольного периода, бедных кислородом и плотно заселённых в том числе хищниками. В сложных сообществах амфибий возникали помехи даже для наружного оплодотворения, поскольку нарастала опасность гибридизации. Известны многочисленные примеры современных тропических амфибий, приспособленных к размножению вне водоёмов. Они откладывают икру во влажные места на суше или вынашивают её в различных полостях собственного тела (голосовых мешках, сумках на спине и т.д.). Возможно, что амниотический способ размножения формировался под влиянием тех же факторов еще у водных антракозавров карбона. Отсутствие кислорода и избыток углекислоты в мелководных водоёмах карбона сильно затрудняли развитие икры в воде, тем более что отложенные яйца лишены поведения и не способны контролировать условия своего развития. Такую возможность создаёт живорождение за счёт поведенческих реакций матери. Понятно, что живорождению должно предшествовать внутреннее оплодотворение.

Таким образом, вполне возможно, что ещё водные антракозавры карбона «высаживали на сушу десант» в виде оплодотворенных амниотических яиц, способных развиваться в наземных условиях. Что же касается современных тропических амфибий, откладывающих икру вне воды, то их личинки затем развиваются в тех же временных перегретых лужах, где не так уж много врагов, но очень мало кислорода. Однако у личинок есть поведение, им доступен активный выбор условий.

КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ИЛИ РЕПТИЛИИ (REPTILIA)

Характеристика класса

Рептилии — первый класс группы амниот, высших наземных позвоночных, и им присущи все характерные черты амниот, перечисленные в предыдущем разделе. От остальных классов рептилии отличаются некоторыми относительно примитивными чертами. Круги кровообращения у них не разделены, в сердце или в главных артериальных стволах артериальная кровь смешивается с венозной. Но смешение крови в желудочке неполно, и в три независимо отходящих от него артериальных ствола — правую, левую дуги аорты и лёгочную артерию — попадает разная по качеству кровь. Этим вызвано асимметричное ветвление дуг: сонные и подключичные артерии ответвляются лишь от правой дуги, несущей артериальную кровь. Кожа рептилий не имеет термоизолирующего покрова из перьев и волос. В результате они не способны к совершенной терморегуляции и относятся к пойкилотермным («холоднокровным») животным, обладателям сравнительно низкого

уровня жизнедеятельности. Рептилии отличаются сухой кожей, железы которой чрезвычайно малочисленны и секретируют лишь жироподобные вещества, но не водные растворы.

Среди специфических особенностей скелета интересен череп, имеющий единственный затылочный мыщелок и склонность к формированию височных окон и скуловых (или височных) дуг. В скелете конечностей, в области кистевого и голеностопного сгибов свободная подвижность локализуется в пределах кисти (межзапястное, интеркарпальное сочленение) и стопы (межпредплюсневое, интертарзальное сочленение). В плечевом поясе у всех рептилий развита непарная покровная кость — надгрудинник.

Строение тела пресмыкающихся

В роли демонстрационных представителей в данном случае использованы прыткая ящерица (*Lacerta agilis*), серый варан (*Varanus griseus*), кавказская агама (*Stellio caucasius*), змеи (как собирательный объект) и болотная черепаха (*Emys orbicularis*).

Внешнее строение. Своим вытянутым телом, длинным хвостом и относительно короткими конечностями ящерица (рис. 118) напоминает хвостатое земноводное, например тритона или саламандру. Но её голова не так широка и не сплющена сверху вниз. Она отделена от туловища заметной и довольно гибкой шеей; хвост длиннее и тоньше, чем у названных амфибий.

Конечности, как и у хвостатых амфибий, широко расставлены, и стопа, и кисть несут по пять пальцев.

Кожные покровы. Кожа ящерицы покрыта хотя и тонким, но твёрдым, гладким, неэластичным роговым слоем эпидермиса. Его клетки формируются благодаря делению (пролиферации) клеток самого глубокого, росткового слоя (рис. 119; *4*), после чего постепенно ороговевают, прочно склеиваясь, и отмира-

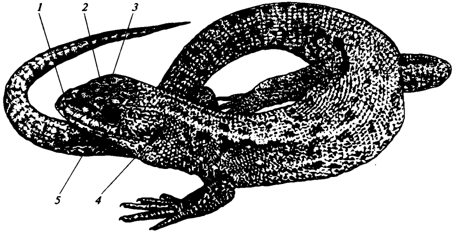


Рис. 118. Прыткая ящерица (*Lacerta agilis*):

1 — ноздря; *2* — глаз; *3* — роговые щитки, подстилаемые кожными окостенениями (остеодермами), налегающими на череп; *4* — местоположение барабанной перепонки; *5* — разрез рта

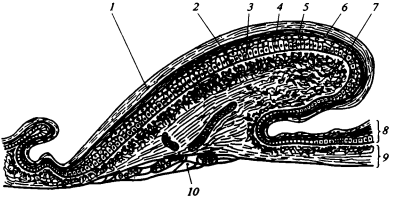


Рис. 119. Срез кожи ящерицы:

1 — роговой слой эпидермиса; *2* — пигментные клетки; *3* — базальная мембрана; *4* — ростковый слой эпидермиса; *5*, *6* — слои эпидермиса на разных стадиях процесса ороговения; *7* — рыхлая соединительная ткань; *8* — эпидермис; *9* — кориум; *10* — подкожная соединительная ткань

ют. Периодически ростковый слой порождает генерацию особых клеток, которые ороговевают неполно и в конце разрушаются, способствуя отслоению тонкого поверхностного рогового слоя, что наблюдается при линьке. Вопреки жёсткости рогового слоя кожа эластична, поскольку собрана мелкими складками, гофрирована в двух направлениях. Пересечением складок образованы ромбические чешуи. На брюхе эти складки ориентированы строго поперечно, а на голове, где кожа неподвижна, крупные щитки образуют сложной формы мозаику (фолидоз), рисунок которой используется как отличительный признак вида. Фолидоз верхней стороны головы у представителей нескольких родов ящериц сдублирован новыми окостенениями кориума, остеодермами, налегающими на череп сплошным слоем. Кожные железы практически отсутствуют, однако на нижней стороне бедра виден ряд более крупных чешуй с круглыми отверстиями посередине. Это выходы желёз, так называемые бедренные поры; из них выдвигаются столбики твердого или порошкообразного секрета, оставляющего во время брачного периода пахучие метки на поверхности грунта.

Скелет. *Позвоночник*, основа осевого скелета, у взрослой ящерицы образован процельными позвонками (с передневогнутыми суставными поверхностями), без каких-либо остатков хорды. Верхние дуги позвонков снабжены невысокими остистыми отростками, а также передними и задними сочленовными отростками, подвижно сцепляющими верхние дуги соседних позвонков. В стороны от оснований верхних дуг отходят поперечные отростки; они дают дополнительную опору рёбрам, укрепляя их против отгибания вверх или вниз, но оставляя свободу поворотов вперёд и назад, сопровождающих дыхательные движения.

Шейный отдел позвоночника включает у серого варана, изображенного на рис. 120 (*15*), восемь позвонков. Два передних позвонка — это типичные атлант и эпистрофей (см. рис. 117). В нижнем окне кольцевого атланта (верхнее занято спинным мозгом) почти встречаются непарный затылочный мыщелок и зубовидный отросток эпистрофея, которые нижняя часть кольца соединяет как посредник. Три последних шейных позвонка снабжены свободными, подвижными рёбрами, которые не связаны с грудиной.

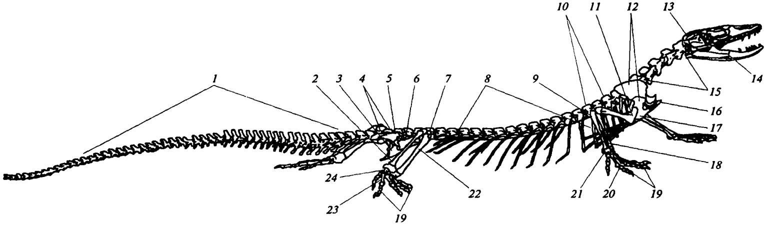


Рис. 120. Скелет серого варана (*Varanus griseus*):

1 — хвостовые позвонки; *2* — малая берцовая кость; *3* — седалищная кость; *4* — крестцовые позвонки; *5* — подвздошная кость; *6* — бедренная кость; *7* — коленная чашка; *8* — ребра; *9* — локтевая кость; *10* — грудные позвонки; *11* — плечевая кость; *12* — лопатка с надлопаточным хрящом; *13* — череп; *14* — нижняя челюсть; *15* — шейные позвонки; *16* — ключица; *17* — коракоид; *18* — лучевая кость; *19* — фаланги пальцев; *20* — пясть; *21* — запястье; *22* — большая берцовая кость; *23* — плюсна; *24* — предплюсна

Грудных позвонков, которые несут истинные грудные рёбра и принимают полноценное участие в формировании грудной клетки (thorax), у варана всего три (рис. 120, *10*). Эти рёбра длинны, двучленны и соединены внизу с грудиной (sternum) — хрящевой ромбической пластинкой.

У черепах остатки шейных рёбер неподвижно прирастают к позвонкам, как и туловищные рёбра, составляющие основу карапакса, верхней половины панциря (см. далее, с. 258). Формально говоря, существование грудной клетки у них под вопросом, поскольку нет брюшных члеников рёбер и нет грудины. У гаттерии и крокодилов в нижней стенке брюшной полости существуют ещё так называемые брюшные рёбра (см. рис. 127, *3*), тонкие косточки, отходящие «ёлочкой» от средней линии брюха наискось назад и вбок. Это остатки косых рядов кожных чешуй рыбообразных предков, точно так же, как покровные кости крыши черепа или плечевого пояса.

Поясничные позвонки лежат позади грудных, они тоже несут хорошо развитые рёбра, но не связанные с грудиной, а оканчивающиеся свободно в толще мышц (у млекопитающих такие рёбра называют колеблющимися и традиционно относят к грудным).

Крестцовый отдел (см. рис. 120, *4*) образован двумя крупными позвонками, к поперечным отросткам которых причленены подвздошные кости таза.

Хвостовой отдел включает несколько десятков позвонков, размеры и форма которых плавно изменяются по направлению спереди назад. Передним хвостовым позвонкам присущи довольно длинные поперечные и остистые отростки.

Череп. Рептилии, как и современные амфибии, — потомки примитивных четвероногих, голова которых была покрыта сплошным панцирем из покровных костей. Этот стегальный череп (см. рис. 110) в разных группах четвероногих редуцировался с утратой большего или меньшего количества костей. У современных рептилий (рис. 121) этот процесс зашёл не столь далеко, как у земноводных, поэтому набор окостенений в их черепе богаче, а хрящ используется слабее. Из замещающих окостенений мозгового черепа в затылочном отделе представлен обычный набор из четырех костей — основная затылочная (basioccipitale; *22*), пара боковых затылочных (exoccipitale; *23*), формирующих вместе с ней непарный затылочный мыщелок (condylus occipitalis; *19*), и, наконец, верхнезатылочная кость (supraoccipitale; *21*), входящая здесь в периметр затылочного отверстия (foramen occipitale; *20*). Впереди к основной затылочной кости прирастает основная клиновидная кость (basisphenoideum; *25*), которая у гаттерии и ящериц парой своих отростков вступает в скользящий контакт с крыловидными костями, а впереди несёт тонкое шильце — рудиментарный парасфеноид (parasphenoideum; *27*). У серого варана выше этой кости в перепончатой стенке мозговой капсулы лежит маленькая серповидная боковая клиновидная кость (laterosphenoideum; *16*). Из трёх окостенений слуховой капсулы обособленной остается, как правило, только крупная переднеушная кость (prooticum; *18*), остальные рано срастаются с соседними костями (заднеушная кость — opisthoticum — обособлена у черепах). В обонятельной капсуле у современных рептилий окостенений нет, она остается хрящевой.

Первичный для наземных позвоночных стегальный череп с полным набором костей (см. рис. 110, *E*) не сохранился ни у одной из современных рептилий. Поводом к его редукции послужили избыточная масса стегального черепа и замкнутый характер камер, занимаемых под ним челюстными мышцами. Развитие

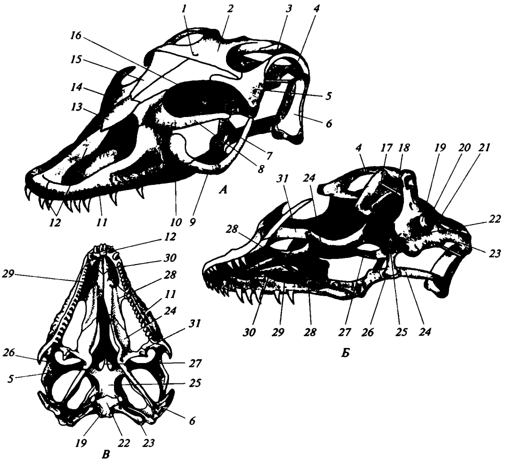


Рис. 121. Черепа чешуйчатых рептилий:

А — серый варан (*Varanus griseus*), вид вполоборота сверху, сбоку и спереди; *Б* — то же, вид вполоборота снизу, сбоку и сзади; *В* — кавказская агама (*Stellio caucasius*), вид снизу; *1* — отверстие теменного глаза; *2* — теменные кости (срослись); *3* — надвисочная кость; *4* — чешуйчатая кость; *5* — заглазничная кость; *6* — квадратная кость; *7* — верхнекрыловидная кость; *8* — надглазничная кость; *9* — скуловая кость; *10* — слёзная кость; *11* — верхнечелюстная кость; *12* — предчелюстная кость; *13* — носовые кости (срослись); *14* — предлобная кость; *15* — лобная кость; *16* — боковая клиновидная кость; *17* — стремя; *18* — переднеушная кость; *19* — затылочный мыщелок; *20* — большое затылочное отверстие; *21* — верхняя затылочная кость; *22* — основная затылочная кость; *23* — боковая затылочная кость; *24* — крыловидная кость; *25* — основная клиновидная кость; *26* — базиптеригоидный отросток; *27*— парасфеноид (рудиментарный); *28* — нёбная кость; *29* — внутренняя ноздря (хоана); *30* — сошник; *31* — поперечная кость

наземной подвижности четвероногих требовало облегчения, а челюстные мышцы, смещаемые то вниз, то вверх при открывании и закрывании рта, требовали выхода из замкнутых камер. Обе проблемы решила редукция исходного панциря главным образом путём образования в нём височных окон (процесс фенестрации, от латинского слова fenestra — окно), между которыми остались височные, или скуловые, дуги. Стегальный череп как сплошная оболочка оказался заменён каркасом из

перекладин. Известны три основных типа черепа (рис. 122) как результат независимых процессов редукции в разных линиях эволюции. Так, диапсидный (двудужный) тип черепа (рис. 122, *Б*) сложился в результате образования двух височных окон — верхнего и бокового — и двух височных, или скуловых, дуг. Верхняя дуга образована заглазничной (*2*) и чешуйчатой (*5*) костями, а нижняя — скуловой (*8*) и квадратноскуловой (*7*). Типичным диапсидным черепом в современной фауне обладают только гаттерия и крокодилы (рис. 123). Череп чешуйчатых рептилий также считается диапсидным, хотя все они утратили квадратноскуловую кость и потому вторично лишены нижней височной дуги (змеи и некоторые ящерицы — также и верхней). Потомки древних диапсид представлены также птицами, но у них вторично утрачена верхняя височная дуга, а нижняя всегда сохраняется. У обладателей синапсидного черепа (см. рис. 122, *В*) при фенестрации образовалось только одно височное окно, была рано утрачена квадратноскуловая кость; образовалась единая скуловая дуга, проходящая как бы по диагонали височной области диапсидного черепа: её передняя кость — скуловая (*8*), как там в нижней височной дуге, а задняя — чешуйчатая (*5*), как там в верхней. Синапсидные рептилии — это особая группа, обособившаяся ещё в палеозое и давшая начало млекопитающим, которым также присущ этот тип черепа. Наконец, у черепах (см. рис. 122, *А*), имеющих, на первый взгляд, достаточно выразительную скуловую дугу, череп считается анапсидным (бездужным), поскольку у них сплошная крыша черепа редуцировалась вследствие формирования глубокой вырезки заднего края, а не образования окон.

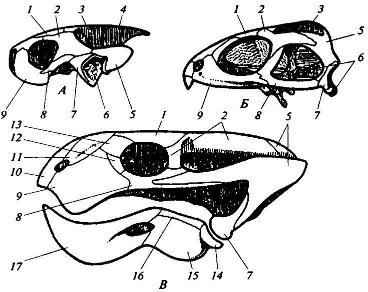
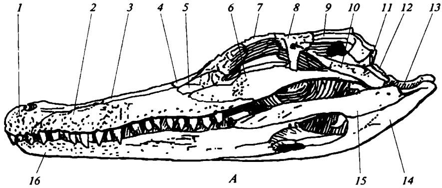


Рис. 122. Различные варианты фенестрации черепа амниот:

А — анапсидный череп черепахи; *Б* — диапсидный череп гаттерии (*Sphenodon punctatus*); *В* — синапсидный череп зверообразной рептилии из триаса — дицинодонта; *1* — лобная кость; *2* — заглазничная кость; *3* — теменная кость; *4* — верхнезатылочная кость; *5* — чешуйчатая кость; *6* — квадратная кость; *7* — квадратноскуловая кость; *8* — скуловая кость; *9* — верхнечелюстная кость; *10* — предчелюстная кость; *11* — носовая кость; *12* — слёзная кость; *13* — предлобная кость; *14* — сочленовная кость; *15* — угловая кость; *16* — надугловая кость; *17* — зубная кость

Обычный набор покровных костей крыши черепа у ящериц (см. рис. 121) и большинства других современных рептилий включает 3 пары элементов — носовые (nasale; *13*, у варана слиты воедино, у черепах отсутствуют), лобные (frontale; *15*) и теменные (parietale; *2*, также слиты у варана); между последними у большинства ящериц и гаттерии открывается отверстие для теменного глаза (*1*). Самая передняя кость окологлазничного кольца — предлобная (prefrontale; *14*), за ней следуют слёзная (lacrimale; *10*, отсутствует у гаттерии и змей), скуловая (jugale; *9*, отсутствует у змей), заглазничная (postorbitale; *5*, отсутствует у змей) и заднелобная (postfrontale, обособлена только у гаттерии, змей и некоторых ящериц, у остальных слита с предыдущей; крокодилами и черепахами утрачена). У серого



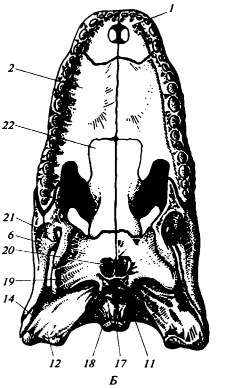


Рис. 123. Череп крокодила (*Alligator mississippiensis*):

А — с нижней челюстью, вид сбоку; *Б* — вид снизу; *1* — предчелюстная кость; *2* — верхнечелюстная кость; *3* — носовая кость; *4* — предлобная кость; *5* — слёзная кость; *6* — скуловая кость; *7* — лобная кость; *8* — заглазничная кость; *9* — чешуйчатая кость; *10* — квадратноскуловая кость; *11* — боковая затылочная кость; *12* — квадратная кость; *13* — сочленовная кость; *14* — угловая кость; *15* — надугловая кость; *16* — зубная кость; *17* — затылочный мыщелок; *18* — основная затылочная кость; *19* — крыловидная кость; *20* — хоана; *21* — поперечная кость; *22* — нёбная кость

варана имеется еще надглазничная кость (supraorbitale *8*, каркас брови), единственный представитель набора остеодерм, богатого у представителей некоторых других родов (например, прыткой ящерицы). Щёчные кости — это чешуйчатая (squamosum; *4*), особенно крупная у черепах, и надвисочная (supratemporale; *3*), присущая ящерицам и змеям. На нижней стороне черепа, помимо упомянутого парасфеноида, к обсуждаемой группе костей принадлежит парный сошник (vomer; *30*), лежащий между хоанами и немного впереди от них.

Рассмотрение компонентов висцерального черепа начнём как всегда с первичной верхней челюсти, наследия нёбноквадратного хряща. У гаттерии и ящериц в ней хорошо различимы пять костей — это замещающие квадратная (quadratum; см. рис. 121, *6*) и верхнекрыловидная (epipterygoideum; *7*) кости, покровные поперечная (transversum; *31*, гомолог наружной крыловидной кости рыб), крыловидная (pterygoideum; *24*, гомолог внутренней крыловидной) и нёбная (palatinum; *28*), примыкающая к сошнику. Зубы на первичной верхней челюсти имеют лишь гаттерия (на нёбной кости) и змеи (на нёбной и крыловидной костях). Из двух костей вторичной верхней челюсти верхнечелюстная кость (maxillare; *11*) всегда крупнее. Предчелюстная кость (premaxillare; *12*) у змей и черепах едва различима. У черепах челюсти беззубы и покрыты роговым чехлом наподобие короткого клюва, острого и прочного, у некоторых видов — крючковатого.

У крокодилов имеется длинное вторичное твёрдое нёбо (см. рис. 123, *Б*), образованное горизонтальными полками предчелюстных, верхнечелюстных, нёбных и крыловидных костей. Оно отодвигает хоаны (*20*) далеко назад, тем самым отделяя верхние дыхательные пути от ротовой полости. Это позволяет крокодилу дышать воздухом через выставленные из воды ноздри, когда ротовая полость залита. Кроме того, вторичное нёбо придаёт длинному рылу трубчатую конструкцию и тем самым колоссальную прочность, что позволяет крокодилам использовать огромную силу для удержания и разрывания добычи. Верхнекрыловидные кости у крокодилов отсутствуют, как и у черепах, которые к тому же лишены и поперечных костей. Таким образом, первичная верхняя челюсть включает у крокодилов четыре кости, у черепах — только три. У некоторых черепах существует зачаточное вторичное твёрдое нёбо — из выступающих к центру полок верхнечелюстных костей.

Нижняя челюсть образована одной замещающей костью — сочленовной (articulare) — и несколькими покровными костями. Это зубная (dentale) и угловая (angulare), известные нам по черепу костистой рыбы. Чуть позади своей середины каждая половинка нижней челюсти имеет у серого варана гибкий участок, позволяющий ей при проглатывании относительно крупной добычи выгибаться вбок и тем самым расширять ротовую полость. Изнутри к зубной кости прилегает небольшая пластинчатая кость (spleniale). Позади гибкого участка снаружи различимы кости — угловая, надугловая (supraangulare) и венечная (coronare), формирующая отросток для крепления мощных челюстных мышц.

Для гаттерии, ящериц и змей характерен внутричерепной кинетизм (или кинетичность) — взаимная подвижность его частей, помимо движений нижней челюсти. Этот кинетизм проявляется в движениях верхней челюсти (как правило, вместе с большим или меньшим набором других покровных костей) относительно мозговой капсулы. Минимальное выражение кинетизма — это продольное скольжение нёба относительно основной клиновидной кости; движение вперёд сопряжено с поворотом верхней челюсти вверх. Ось этого поворота располагается в местах гибкого сочленения костей крыши черепа. У гаттерии это лишь рубеж

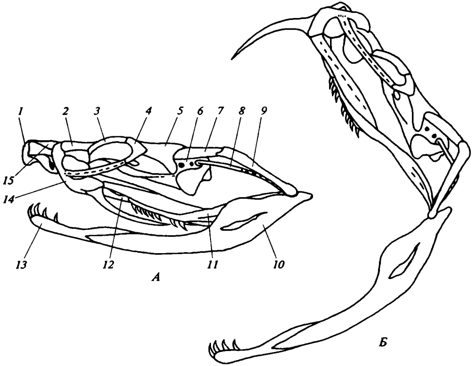


Рис. 124. Скелет головы ядовитой змеи из семейства Гадюковые (Viperidae) и его внутричерепная подвижность:

А — положение покоя; *Б* — поза атаки, верхнечелюстная кость с ядовитым зубом повёрнута вперёд; *1* — предчелюстная; *2* — предлобная; *3* — лобная; *4* — заглазничная; *5* — теменная; *6* — переднеушная; *7* — надвисочная; *8* — стремя; *9* — квадратная; *10* — комплекс сочленовной и надугловой костей; *11* — крыловидная; *12* — поперечная; *13* — зубная; *14* — верхнечелюстная; *15* — носовая

затылочных и теменных костей, у ящериц это также поперечно ориентированная граница теменных костей с лобными, у ядовитых змей (рис. 124) — верхнечелюстных (*14*, несущих ядовитые зубы) с предлобными (*2*). Змеи способны к попеременным продольным движениям правых и левых половинок обеих челюстей, а также нижней челюсти каждой стороны относительно верхней. Такая подвижность помогает им с силой втаскивать добычу в глубь зева. У гаттерии и ящериц значение кинетичности черепа усматривают в том, что она позволяет использовать натяжение мышц для повышения прочности облегчённой и потому исходно гибкой верхней челюсти (монолитный и тяжёлый череп черепах или крокодилов в этом не нуждается), а также обеспечивает ловкую манипуляцию с добычей.

Судьба подъязычной дуги у рептилий близка к тому, что известно для амфибий разных групп. У обладателей среднего уха (черепах, крокодилов, ящериц) гиомандибуляре превращено в стремя (stapes; см. рис. 121, *17*), передающее звуковые колебания с барабанной перепонки на перилимфу внутреннего уха. У гаттерии стремя редуцировано, у змей (см. рис. 124, *А*, *8*), лишенных воздушного слуха, оно соединяется наружным концом с квадратной костью, обслуживая сейсмический слух (восприятие сотрясений грунта через нижнюю челюсть). Гиоид участвует в

формировании каркаса собственно языка, а копула подъязычной и жаберных дуг образует его основание, подвешенное на мышцах к черепу и шее при участии двух пар рожков, производных передних жаберных дуг.

Плечевой пояс дугообразно охватывает переднюю часть туловища (рис. 125). Главные его компоненты — коракоид (*6*) и лопатка (*9*), на стыке которых располагается ямка плечевого сустава (*7*). У ящериц лопатка надставлена сверху тонкой и широкой хрящевой надлопаткой (*2*), а к коракоиду спереди примыкает прокоракоидный хрящ (*5*) с обширным окном. Своим внутренним дуговидным краем коракоид скользит по вогнутому краю грудины (*3*). Снизу к грудине прирастает характерная для рептилий непарная покровная кость надгрудинник (episternum; *1*). От его переднего края к переднему краю лопатки тянется тонкая покровная кость — ключица (*8*), дающая поясу дополнительную подвижную опору.

Тазовый пояс образован тремя парными костями (рис. 126), которые на каждой стороне тела сходятся, совместно формируя вертлужную впадину (*3*) для причленения бедренной кости. Вверх и назад от впадины выступает подвздошная кость (ilium; *1*), вниз и вперёд — лобковая кость (pubis; *5*), вниз и назад — седалищная кость (ischium; *4*). Лобковая и седалищная кости через хрящевую прослойку попарно соединены на средней линии, чем обеспечена внутренняя прочность тазового пояса.

Скелет свободных конечностей. В передней конечности ящериц интересен скелет кисти (см. рис. 120). Основной сустав, обеспечивающий её подвижность, располагается не между предплечьем и запястьем, а уже в пределах запястья (*21*), это так называемый интеркарпальный сустав. Далее, кисть приспособлена к характерной позе при движении по суше на широко расставленных конечностях,

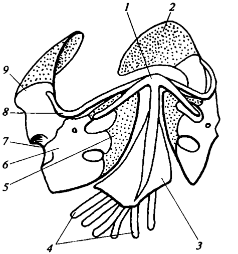


Рис. 125. Плечевой пояс серого варана (*Varanus griseus*). Вид вполоборота спереди, сбоку и снизу:

1 — надгрудинник; *2* — надлопатка; *3* — грудина; *4* — фрагменты рёбер; *5* — хрящевой прокоракоид; *6* — коракоид; *7* — ямка плечевого сустава; *8* — ключица; *9* — лопатка

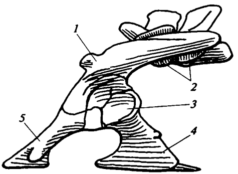


Рис. 126. Тазовый пояс серого варана (*Varanus griseus*). Вид сбоку:

1 — подвздошная кость; *2* — крестец; *3* — вертлужная впадина; *4* — седалищная кость; *5* — лобковая кость

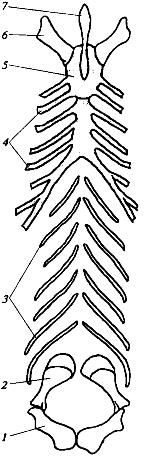


Рис. 127. Скелетные элементы вентральной поверхности туловища крокодила; хрящ показан точечной штриховкой:

1 — седалищная кость; *2* — лобковая кость; *3* — брюшные рёбра; *4* — вентральные (грудинные) отделы настоящих рёбер; *5* — грудина; *6* — коракоид; *7* — надгрудинник

когда кисть наклонена первым пальцем вниз и контакт боковых пальцев с грунтом затруднён. Это обстоятельство компенсировано нарастанием длины пальцев от первого к четвёртому. В задней конечности развита коленная чашка (*7*), в предплюсне (*24*) очень чётко выражено интертарзальное сочленение, длина пальцев стопы плавно нарастает с I по IV, а V палец способен противопоставляться остальным и используется для обхватывания ветвей при лазании по кустам и т. п.

Особенности скелета поясов и конечностей у крокодилов. Плечевой пояс и скелет передней конечности обнаруживают у крокодилов следы редукции и какой-то своеобразной адаптации, которые, по-видимому, имели место у их древних двуногих предков (псевдозухий). Так, крокодилы лишены ключицы, хотя сохранили надгрудинник (рис. 127, *7*). Набор костей запястье у них неполон, зато некоторые из них сильно вытянуты. В тазовом поясе вертлужная впадина, как и у других архозавров, образует сквозное окно, но лобковая кость (*2*) устранена из участия в его формировании, подвижна относительно остального таза. Эта кость связана с «решёткой» брюшных рёбер (*3*) и с её помощью, поворачиваясь вверх и вниз при сокращении специальных мышц, способствует продольному перемещению внутренностей и в конечном итоге изменению объёма лёгких (см. с. 269).

Некоторые особенности скелета черепах. Происхождение спинного панциря (карапакса) и брюшного (пластрона) совершенно различно (рис. 128). Карапакс построен из остеодерм, дополнительных окостенений, возникших в кориуме уже после выхода предков черепах на сушу. Центральный продольный ряд развивается в связи с невральными дугами восьми туловищных позвонков, два ряда по бокам от него формируются на основе рёбер, а на периферии — ещё один круговой ряд из самостоятельных краевых окостенений. Пластрон же сложен из семи плоских элементов, представляющих собой наследие чешуи рыбообразных предков — ключиц (*19*), надгрудинника (*18*) и трёх пар костных пластин, продуктов слияния брюшных рёбер. При попытке приравнять панцирь черепах грудной клетке поражает размещение поясов конечностей внутри неё, а не снаружи, как у остальных тетрапод. Но скелет эмбриона показывает, что таз исходно расположен позади зоны рёберных пластин, а лопатка своим верхним концом (*7*) подвешена связками к передней стороне самого переднего ребра (*2*) — не внутри «грудной

клетки», а у её порога. У взрослых плечевой пояс наклонен и вдавлен под рёбра, а впереди от первого ребра в карапаксе ещё развился новый широкий навес из краевых пластин.

Мышечная система. Осевая мускулатура в области спины (эпаксиальная) дифференцирована у пресмыкающихся на систему многочисленных сложно переплетающихся мышц с ветвящимися сухожилиями, примитивные миомеры частично сохраняются только в хвосте. Мускулатура брюшной стенки (косые мышцы) чрезвычайно усложнена — содержит у ящериц до пяти слоёв с пересекающимися направлениями волокон. В области грудной клетки два слоя поделены рёбрами на миомеры — это межрёберные мышцы. Направленные вперёд и вверх волокна наружной межрёберной мышцы совместно тянут рёбра к шее, т. е. поднимают

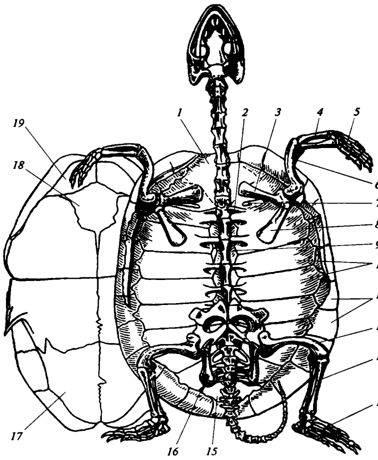


Рис. 128. Скелет болотной черепахи, вид снизу; пластрон повёрнут спинной стороной:
1 — выйная пластинка; *2* — первое грудное ребро; *3* — акромиальный отросток лопатки; *4* — предплечье; *5* — кисть; *6* — плечо; *7* — вершина лопатки; *8* — коракоид; *9* — невральная пластинка карапакса; *10* — рёберные пластинки карапакса; *11* — периферические пластинки; *12* — бедро; *13* — голень; *14* — стопа; *15* — хвостовая пластинка; *16* — таз; *17* — пластрон; *18* — надгрудинник (энтопластрон); *19* — ключица (эпипластрон)

их — со вдохом. Её антагонист — проходящая назад и вверх внутренняя межрёберная мышца — способствует выдоху. Сильнейшая мышца задней конечности, позволяющая выполнять мощные толчки при беге и прыжках, расположена в передней части хвоста, проходя от его позвонков к основанию бедренной кости. Она удачно передаёт силу толчка непосредственно на позвоночник, но тянет таз по направлению назад. Неудивительно, что подвздошная кость наклонена именно назад, действуя в качестве упора. При обычном для ящериц беге с попеременными толчками задних конечностей способность хвоста давать этой мышце опору, сопротивляясь однобокой нагрузке (в качестве балансира), повышена благодаря его значительной длине и массе.

Нервная система. В головном мозге (рис. 129) однозначно доминирует конечный мозг, поделенный, как и у других тетрапод, на два полушария (*3*). Его крупным относительным размерам сопутствует и важная роль главного ассоциативного центра. В дне каждого полушария, под желудочком располагаются нервные центры, получающие необходимые для этого волокна от всех органов чувств, помимо обоняния. Их совокупность называется новым полосатым телом (neostriatum). У черепах и некоторых других такие же волокна получает узкая зона плаща — новая кора (neopallium). Мозжечок (*9*) у ящерицы невелик, хотя развит всё же значительно лучше, чем у лягушки. У рептилий 11 головных нервов — XII, подъязычный нерв у них, как и у других амниот, выходит через отверстие в черепе. В системе спинномозговых нервов хорошо выражены плечевое и пояснично-крестцовое сплетения, объединяющие нервы конечностей.

Органы чувств. *Орган слуха* у ящериц, крокодилов и черепах включает хорошо развитые внутреннее ухо и среднее ухо с барабанной перепонкой и стременем, передающим колебания заполняющей костный лабиринт перилимфе через

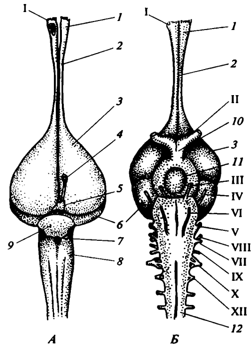


Рис. 129. Головной мозг кавказской агамы (*Stellio caucasius*). Вид сверху (*А*) и снизу (*Б*):

1 — обонятельная луковица; *2* — обонятельный тракт; *3* — полушарие конечного мозга; *4* — теменной глаз; *5* — эпифиз; *6* — зрительная доля среднего мозга; *7* — ромбовидная ямка; *8* — продолговатый мозг; *9* — мозжечок; *10* — перекрёст зрительных нервов; *11* — гипофиз; *12* — спинной мозг; I—XII — головные нервы

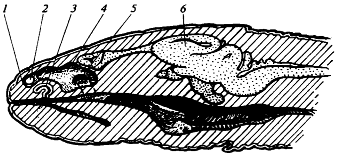


Рис. 130. Орган обоняния ящерицы (*Lacerta*); парасагиттальный (эксцентричный вертикальный продольный) разрез головы:

1 — преддверие; *2* — наружная ноздря; *3* — вомероназальный (якобсонов) орган; *4* — основная носовая камера; *5* — хоана (внутренняя ноздря); *6* — головной мозг

овальное окно. Необходимая подвижность перилимфы повышена, как и у других амниот, благодаря дополнительному отверстию в костной стенке слуховой капсулы — круглому окну (fenestra rotunda). В перепончатом лабиринте внутреннего уха присутствует настоящая улитка, лучше всего развитая у крокодилов.

Орган зрения характерен обычным для амниот способом аккомодации, при котором эластичный хрусталик деформируется окружающей его поперечнополосатой ресничной мышцей, становясь более выпуклым (при наводке на близкие предметы). Перемещение шаровидного хрусталика, используемое анамниями, характерно только для змей, вероятно, вследствие глубокой редукции глаз у их предков, обусловленной подземной жизнью. У типичных ящериц развиты верхнее, нижнее веко и мигательная перепонка, закрываемая специальной мышцей.

Орган обоняния сложнее, чем у амфибий. Носовая полость (рис. 130) поделена складкой (раковиной) на верхнюю, обонятельную часть и нижнюю, дыхательную (респираторную). Ещё есть добавочная, нижняя часть органа обоняния, воспринимающая запахи из жидкости — якобсонов (или вомероназальный) орган (*3*), который отделён от носовой полости (*4*), но связан каналом с ротовой полостью и подключен к химическому анализу её содержимого. Некоторые чешуйчатые (например, вараны, змеи) вносят в полость якобсонова органа пробы для анализа, собранные из воздуха или с субстрата при помощи тонкого, длинного и подвижного раздвоенного на конце языка.

Органы пищеварения. В строении и пропорциях челюстного аппарата заложены его более высокие, чем у амфибий, способности к захвату добычи. Более узка ротовая полость, более высоки и полнее вооружены зубами челюсти; благодаря длинной шее выше подвижность головы и ловкость при ловле добычи. Язык для захвата добычи используется слабо, если не считать хамелеонов, короткий язык может служить манипулятором внутри ротовой полости, длинный язык, как у варана, обслуживает якобсонов орган.

У хамелеонов язык с тонким трубчатым стебельком и крупной булавой на конце, содержащей железы и мышцы, выбрасывается на 10 см и более. Продольные мышечные волокна готовят язык к броску, собирая стебелёк в гармошку и насаживая на торчащую вперёд скользкую коническую копулу подъязычного аппарата. В результате резкого сокращения кольцевых волокон трубки гармошка

соскальзывает с конуса, толкая булаву вперёд. Приклеиванию добычи к булаве способствует липкий секрет желёз, некоторая деформация булавы мышцами повышает плотность контакта.

У черепах замена зубов роговым чехлом, способным к непрерывному росту (без характерной для зубов периодической смены), могла быть полезна растительноядным предкам; это может дать некоторую подсказку к разрешению загадки происхождения черепах. Отличия в строении желудочно-кишечного тракта от лягушки у рептилий немногочисленны. Пищевод у них относительно длиннее из-за их длинной шеи. Сильно вытянута и сложно дифференцирована задняя кишка (рис. 131), подразделённая на 3 отдела — слепую (*22*), толстую (*21*) и прямую (*18*) кишки; последняя открывается в клоаку (*17*). Поджелудочная железа (*10*) прилегает у ящериц к желудку (*11*) в виде плотной белой ленты. Селезёнка имеет вид вытянутого плотного тельца.

Органы дыхания. Рептилиям, как и всем амниотам, присуще рёберное, всасывательное дыхание, они наполняют лёгкие, расширяя их вместе с грудной клеткой. Ротовая полость, как и носовые полости, лишь пассивно пропускает

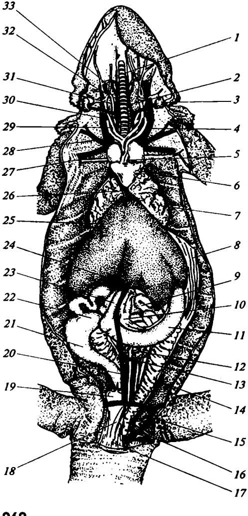


Рис. 131. Вскрытая самка кавказской агамы (*Stellio caucasius*):

1 — трахея; *2* — наружная ярёмная вена; *3* — щитовидная железа; *4* — левая дуга аорты; *5* — лёгочная артерия; *6* — сердце; *7* — лёгкое; *8* — воронка яйцевода; *9* — тонкая кишка; *10* — поджелудочная железа; *11* — желудок; *12* — яичник; *13* — надпочечник; *14* — яйцевод; *15* — тазовая вена; *16* — почка; *17* — клоака; *18* — прямая кишка; *19* — мочевой пузырь; *20* — брюшная вена; *21* — толстая кишка; *22* — слепая кишка; *23* — двенадцатиперстная кишка; *24* — жёлчный пузырь; *25* — печень; *26* — задняя полая вена; *27* — подключичные артерия и вена; *28* — правая дуга аорты; *29* — общая сонная артерия; *30* — внутренняя ярёмная вена; *31* — сонный проток; *32* — наружная сонная артерия; *33* — внутренняя сонная артерия

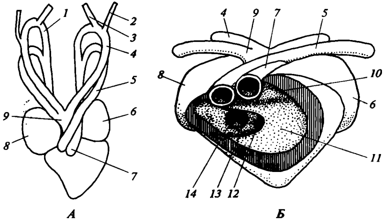


Рис. 132. Строение сердца и главные артериальные стволы кавказской агамы *Stellio caucasius*:

А — вид с брюха; *Б* — вид вполоборота с брюха и сзади, стенка желудочка частично снята, плоскость разреза обозначена вертикальной штриховкой; *1* — сонный проток; *2* — наружная сонная артерия; *3* — внутренняя сонная артерия; *4* — общая сонная артерия; *5* — левая дуга аорты; *6* — левое предсердие; *7* — лёгочная артерия; *8* — правое предсердие; *9* — правая дуга аорты; *10* — вентральная камера желудочка; *11* — неполная перегородка желудочка; *12* — край правого атриовентрикулярного отверстия; *13* — дорсальная камера желудочка; *14* — вход в правую дугу аорты

воздух. Позади языка находится вход в гортань, которую продолжает трахея. Скелет гортани образован перстневидным хрящом и парой черпаловидных хрящей, между которыми расположена продольная гортанная щель. Трахея (рис. 131, *1*) вытянута соответственно длине шеи и армирована полными хрящевыми (иногда костными) кольцами, предотвращающими ее спадание. Её конец соединён с лёгкими двумя короткими бронхами.

Значительная часть объёма лёгких (*7*) занята плотной губчатой массой с полостями, ходами внутри и тонкостенными камерами на концах или даже выпячиваниями наружной стенки лёгкого (лёгочные мешки хамелеонов). При вентиляции лёгких воздух заполняет ячейки губчатой ткани и обдувает стенки ходов транзитной струёй.

Кровеносная система. Сердце у большинства рептилий реально трёхкамерное (рис. 132) — оно содержит два предсердия и желудочек. Артериальный конус распался на три главных артериальных ствола, раздельно отходящих от желудочка. У крокодилов сердце четырехкамерное, их желудочек полностью разделён сагиттальной (продольной вертикальной) перегородкой. У всех остальных желудочек разделён неполной перегородкой (рис. 132, *Б*, *11*), которая, выступая от левой стенки желудочка, лежит не в сагиттальной, а во фронтальной (горизонтальной) плоскости и частично делит его на спинную (*13*) и брюшную (*10*) камеры. Атриовентрикулярное отверстие (*12*), разделённое межпредсердной перегородкой на две половины, открывается в спинную камеру. Если бы перегородка желудочка стала полной, его брюшная камера оказалась бы отрезанной от предсердий. Эта перегородка полезна, поскольку придаёт полости желудочка U-образную конфигурацию (на поперечном разрезе), превращает её в изогнутую щель, в которой кровь из предсердий формирует растянутый градиент по степени

оксигенации — артериальной крови, смешанной и венозной. Три артериальных ствола начинаются от разных участков этой щели и, естественно, получают при систоле желудочка кровь разного качества.

Артериальная система рептилий характерна важными чертами, составляющими понятные последствия упомянутых выше предпосылок (рис. 132, *А*). Лёгочная артерия (arteria pulmonalis; *7*) видна на брюшной стороне, но сразу уходит в глубину, левая дуга аорты (arcus aortae sinister; *5*) хорошо видна впереди от сердца, начальный отрезок правой дуги аорты (arcus aortae dexter; *9*) вентрально прикрыт предыдущими стволами. Выйдя из-под них, правая дуга посылает вперёд две общие сонные артерии (arteria carotis communis; *4*), которые вблизи головы дают внутреннюю (a. carotis interna; *3*), наружную сонные артерии (a. carotis externa; *2*) и поворачивают назад в качестве сонных протоков (ductus caroticus; *1*), впадающих в дуги. Сонные протоки возникают из участков корней аорты эмбриона в промежутке между первой и второй жаберными артериальными дугами (см. рис.

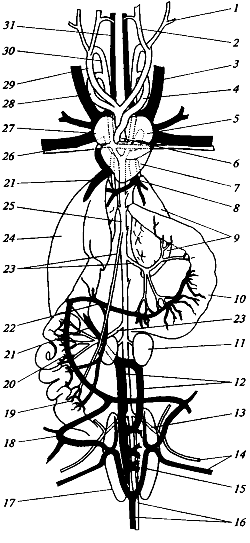


Рис. 133. Кровеносная система ящерицы, на примере кавказской агамы (*Stellio caucasius*). Вид снизу:

1 — наружная сонная артерия; *2* — внутренняя сонная артерия; *3* — внутренняя яремная вена; *4* — левая дуга аорты; *5* — левое предсердие; *6* — лёгочная артерия; *7* — желудочек сердца; *8* — лёгочная вена; *9* — левое легкое; *10* — желудок; *11* — левый семенник; *12* — выносящие вены почек; *13* — общая подвздошная артерия; *14* — бедренные артерия и вена; *15* — воротная вена почки; *16* — хвостовые артерия и вена; *17* — правая почка; *18* — тазовая вена; *19* — слепая кишка; *20* — брюшная вена; *21* — задняя полая вена; *22* — воротная вена печени; *23* — артерии к кишечнику; *24* — печень; *25* — спинная аорта; *26* — подключичные артерия и вена; *27* — правое предсердие; *28* — правая дуга аорты; *29* — правая общая сонная артерия; *30* — правый сонный проток; *31* — правая наружная ярёмная вена

100, *2*). От правой дуги отходят также обе подключичные артерии (a. subclavia; рис. 133, *26*) к передним конечностям, после чего дуги аорты сливаются в спинную аорту (aorta dorsalis; *25*). Последняя даёт несколько ветвей к печени, желудку, кишечнику, гонадам, почкам и, наконец, пару общих подвздошных артерий (a. iliaca communis; *13*) и переходит в хвостовую артерию (a. caudalis; *16*).

Разделение потоков крови у рептилий. У ящериц порции крови разного качества в начале систолы поступают из предсердий в дорсальную камеру желудочка и перетекают в его вентральную камеру — венозная (неоксигенированная кровь из правого предсердия) впереди. Против входа в правую дугу аорты оказывается порция артериальной крови, против входа в лёгочную артерию — венозная, а против входа в левую дугу — смешанная. При систоле желудочка эти порции и попадают в названные стволы.

У черепах кровь в сердце распределяется точно так же, но в ветвлении крупных артериальных стволов есть отличия. Каждая подключичная артерия отходит от правой дуги аорты совместно с общей сонной артерией; их объединение называется безымянной артерией. Сонных протоков нет, но есть соединение (у многих — рудиментарное) лёгочной артерии каждой стороны с соответствующей дугой аорты. Это так называемый боталлов проток (см. с. 209, см. рис. 100, *5*). Артерии к желудку, печени и кишечнику отходят у черепах от левой дуги аорты.

У крокодилов, обладателей четырехкамерного сердца (рис. 134), из левого желудочка, получающего через левое предсердие чисто артериальную кровь от лёгких, она поступает в правую дугу аорты (*8*), а из правого желудочка, куда через правое предсердие приходит кровь по венам большого круга, начинается общий ствол лёгочных артерий (*3*). Таким образом, сердце целиком подразделено на две половины, и есть необходимые предпосылки и для несмешанного кровообращения с полным разделением кругов. Но есть ещё и левая дуга аорты (*2*), которая начинается вместе с лёгочными артериями от правого желудочка и несёт из него венозную (неоксигенированную) кровь снова в большой круг. Она даёт крупную ветвь к разным частям пищеварительной трубки (рис. 134, *17*) и в конце (*16*) сливается с правой дугой в спинную аорту (*18*), тем самым вызывая смешивание артериальной и венозной крови. Есть между дугами аорты и ещё одно соединение — паниццево отверстие (foramen Panizzae, *9*) в точке взаимного пересечения на выходе из сердца. Итак, кровь из правого желудочка крокодилов может быть направлена как в малый круг, по лёгочной артерии, так и в большой круг — по левой дуге аорты. Полагают, что этот выбор определяется пропускной способностью малого круга, которая регулируется тонусом мышечных волокон в стенках так называемого лёгочного конуса, ведущего из правого желудочка в ствол лёгочных артерий. Стенки конуса усажены изнутри короткими соединительнотканными выступами, образующими так называемый зазубренный клапан (рис. 134, *B*, *15*), способный эффективно ограничивать кровоток. При дыхании пропускная способность малого круга велика, кровь из правого желудочка идёт в основном по лёгочным артериям, а наполнение левой дуги понижено, и в неё через паниццево отверстие может перетекать артериальная кровь из правой дуги. В подводном положении лёгкие не функционируют и зазубренный клапан ослабляет кровоток в малом кругу до уровня собственных потребностей лёгких, левая дуга аорты получает хорошее наполнение и через паниццево отверстие направляет кровь также в основание правой дуги, доставляющей ее ко всем органам тела, в том числе к сердечной мышце (по коронарной артерии, рис. 134, *B*, *19*)

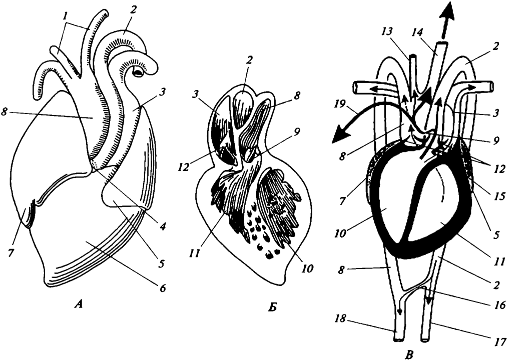


Рис. 134. Сердце крокодила с главными артериальными стволами:

А — внешний вид с брюха; *Б* — фрагмент («горбушка»), отделенный фронтальным (горизонтальным) разрезом, вид со спины; *В* — схема потоков крови в условиях задержки дыхания (в подводном положении), когда лёгкие шунтированы потоком через паниццево отверстие; *1* — безымянные артерии; *2* — левая дуга аорты; *3* — общий ствол лёгочных артерий; *4* — расположение (проекция) паниццева отверстия; *5* — левое предсердие; *6* — желудочки; *7* — правое предсердие; *8* — правая дуга аорты; *9* — паниццево отверстие; *10* — правый желудочек; *11* — левый желудочек; *12* — полулунные клапаны; *13* — правая подключичная артерия; *14* — общий ствол сонных артерий; *15* — «лёгочный конус» — выход в лёгочную артерию с зазубренным клапаном; *16* — конечный отрезок левой дуги аорты; *17* — артерия к кишечнику; *18* — спинная аорта; *19* — поток крови, поступающий в коронарную артерию

и мозгу (по сонным артериям, *14*). По сути дела, сердечно-сосудистая система переключается на работу с одним кругом, который обслуживается почти исключительно правым желудочком. Возможно, в связи с этим его стенки относительно толсты — не тоньше, чем у левого.

Венозная система ящериц (например, кавказской агамы) по своему ветвлению близка к тому, что характерно для лягушки. Точно так же каждая бедренная вена (см. рис. 133, *14*) разветвляется на воротную вену почки (*15*) и тазовую вену (*18*), которая, сливаясь со своей парой, формирует брюшную вену (*20*). Но здесь в воротные вены почек сзади впадают ещё парные ветви хвостовой вены (*16*). Брюшная вена объединяется с венами от кишечника в воротную вену печени. Пара выносящих вен почек (*12*) тянется вперед по бокам от спинной аорты, затем возле правой гонады эти вены объединяются и образуют заднюю полую вену (*21*), которая тут же погружается в длинный отросток печени и пронизывает её, принимая внутри неё печёночные вены. От передней части тела кровь собирается в правое предсердие по двум симметричным передним полым венам, каждая

из которых формируется слиянием наружной ярёмной вены (*31*), внутренней ярёмной (*3*) и подключичной вены (*26*). От лёгких вдоль трахеи к сердцу тянется единая лёгочная вена (*8*).

Органы выделения. Тазовые (метанефрические) почки ящериц (рис. 135, *7*) представлены парой продольно вытянутых компактных тел, сильно сдвинутых назад и даже немного заходящих за клоаку. Каждая посылает короткий мочеточник (*8*) в спинную стенку клоаки. Отверстие узкого и длинного мочевого пузыря (*14*) открывается на брюшной стенке клоаки против отверстий мочеточников.

Ящерицы способны концентрировать мочу, оставляя в ней всего 7 % воды. Порция такой мочи выглядит, как беловатый камешек, состоящий на 93 % из мочевой кислоты. В то же время подобно другим рептилиям, но в отличие от птиц и млекопитающих, ящерицы не могут реабсорбировать воду из первичной мочи против осмотического градиента (поскольку не имеют петель Генле в почках — см. с. 405 и см. рис. 175). Наблюдаемая реабсорбция у чешуйчатых рептилий возможна только благодаря чрезвычайно низкой растворимости мочевой кислоты, в виде которой печень связывает аммиак. Из клубочков нефронов, образованных артериолами, в просвет канальцев (в боуменовы капсулы) силой артериального давления выжимается плазма крови, образующая первичную мочу. По мере движения по извитому канальцу эпителий его стенок активно извлекает из первичной

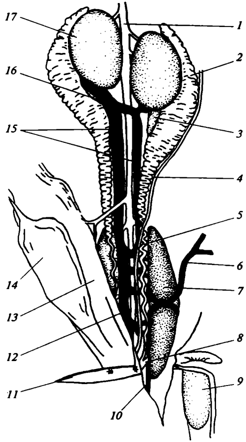


Рис. 135. Мочеполовая система самца агамы (*Stellio caucasius*). Вид снизу:

1 — спинная аорта; *2* — придаток семенника; *3* — надпочечник; *4* — рудимент яйцевода; *5* — семяпровод; *6* — тазовая вена; *7* — почка; *8* — вторичный мочеточник; *9* — парный копулятивный орган (hemipenis); *10* — воротная вена почки; *11* — клоакальная щель; *12* — хвостовая артерия; *13* — прямая кишка; *14* — мочевой пузырь; *15* — выносящие вены почек; *16* — основание задней полой вены; *17* — правый семенник

мочи глюкозу, аминокислоты, витамины, электролиты (прежде всего, соль). Возникшая в результате разница осмотического давления между первичной мочой и кровью способствует пассивной диффузии воды сквозь стенки канальцев в кровь. При малейшем повышении концентрации мочевой кислоты это крайне мало растворимое соединение выпадает в осадок и таким образом удаляется из раствора. Моча в виде белой кашицы из кристалликов мочевой кислоты стекает по мочеточнику в клоаку, где может продолжаться её обезвоживание до достижения упомянутого выше показателя.

Половые органы. У самца яйцевидные семенники (рис. 135, *17*) подвешены на брыжейке к спинной стенке брюшной полости; к семеннику прилегает придаток семенника (*2*), остаток туловищной почки (мезонефроса), играющий роль посредника между семенником и семяпроводом (вольфовым каналом; *5*). Позади гонады располагается маленький пальцевидный надпочечник (*3*). Сильно извитой семяпровод при впадении в клоаку объединён с вторичным мочеточником. В концы поперечной клоакальной щели (*11*) у самцов ящериц и змей открываются парные копулятивные органы (*9*), лежащие в специальных полостях основания хвоста. Это толстостенные мешки, способные набухать за счёт притока крови и выворачиваться наружу. Будучи введены в клоаку самки, они способствуют внутреннему оплодотворению.

У самцов крокодилов и черепах внутри клоаки имеется непарный, хотя и продольно раздвоенный, копулятивный орган. При набухании он выдвигается за пределы клоаки.

У самки агамы яичник (см. рис. 131, *12*) имеет вид виноградной грозди из разных по величине фолликулов (содержащих внутри яйцеклетки на разных стадиях накопления желтка). Сбоку от гонады широкой лентой проходит яйцевод (мюллеров канал; *14*), начинающийся впереди широкой воронкой (*8*). Задним концом яйцевод открывается в клоаку впереди от отверстия мочеточника.

Обзор эколого-физиологических особенностей рептилий

Рептилии — пойкилотермные животные, имеют непостоянную температуру тела и притом эктотермны, зависимы от внешних источников тепла. При отсутствии температурного градиента, например, в террариуме эти животные имеют практически ту же температуру, что и окружающая их среда. В естественной же обстановке, когда животные могут свободно перемещаться между нагретыми и прохладными местами или изменять положение тела по отношению к источникам тепла, рептилии способны поддерживать свою внутреннюю температуру на почти постоянном уровне. Так, например, техасская глухая игуана *Cophosaurus texanus* в течение всего дня способна за счёт терморегуляционного поведения поддерживать температуру тела на уровне 38,5 °С, несмотря на значительные колебания температуры воздуха в этот период. Большинство рептилий стремится поддерживать температуру на строго определённом и постоянном уровне, как правило, совпадающем с температурным оптимумом деятельности большинства пищеварительных ферментов (около 40 °С). У гаттерии, самой «холодолюбивой» рептилии мира, температура тела в период обычной для неё ночной активности остаётся на уровне 6 — 13 °С. Температурные предпочтения видов с ночной активностью и большинства дневных змей обычно лежат в пределах 29 — 30 °С. Для

многих рептилий умеренного пояса обязательна зимняя спячка, т.е. продолжительное пребывание в условиях необычно низкой температуры (среды и тела), что необходимо для нормального становления их репродуктивного физиологического цикла. В период спячки энергетические потребности снижаются до минимума, почти прекращается пищеварение, падают сердечный ритм и скорость кровотока, резко снижаются дыхательная активность, деятельность выделительных органов, эффективность иммунной системы.

При высокой температуре и недостатке пищи рептилии быстро теряют в весе, поскольку уровень их метаболизма в этих условиях существенно возрастает. Однако и при низких температурах рептилии тоже могут терять массу из-за резкого падения скорости пищеварения. В целом, при любых условиях уровень основного обмена (базального метаболизма) составляет у рептилий всего 10—20 % такового гомойотермных («теплокровных») животных. Вероятно, именно поэтому подавляющее большинство рептилий оказываются неспособными выдерживать длительные физические нагрузки и передвигаются короткими рывками, в ходе которых источником энергии для мускульных сокращений служит гликолиз — анаэробный распад глюкозы до молочной кислоты. Гликолиз обеспечивает рептилиям быстрый доступ к источникам энергии, но способствует накоплению в крови молочной кислоты. Это значительно снижает кислородную ёмкость крови, поскольку при подкислении падает сродство гемоглобина к кислороду (см. с. 151). Однако это же обстоятельство позволяет рептилиям легко переносить большие перепады в обеспечении их кислородом. Так, например, змеи, ящерицы и крокодилы без труда переносят пребывание в атмосфере чистого азота в течение 30 мин, а черепахи — в течение нескольких часов. Правда, полное восстановление активности после длительного анаэробного энергообмена занимает у черепах также несколько часов. При низких температурах уровень метаболизма у пресмыкающихся невысок, но в интервале от +30 до +40 °С он существенно возрастает, позволяя животным проявлять исключительную активность. У всех змей затраты энергии даже при быстром движении в среднем значительно ниже, чем у ящериц сходного размера и массы (всего 31 % затрат последних).

Хотя в норме дыхание у пресмыкающихся осуществляется лёгкими, при решающей роли грудной клетки у многих из них, особенно у ящериц, в акте дыхания могут участвовать и движения дна ротоглоточной полости, часто связанные с вентиляцией обонятельных органов, а не лёгких. Обнаружено, что у ящериц дыхательный ритм в большой мере зависит от температуры тела. Так, у пустынной игуаны (*Dipsosaurus*) при повышении температуры тела с +32 до +44 °С дыхательный ритм возрастал с 9 до 59 движений в минуту. У гаттерии зарегистрирован самый низкий для пресмыкающихся дыхательный ритм — одно движение в час. Но зато у некоторых мелких ящериц при высокой окружающей температуре он может достигать 180 движений в минуту.

В дыхании крокодилов помимо стандартных для амниот движений рёбер важный вклад вносят два взаимосвязанных дополнительных механизма. Во-первых, это перемещение печени назад наподобие поршня при сокращении особой мышцы, которая тянется вперёд от тазовых костей, охватывая внутренности слоем продольных волокон, и названа диафрагмальной. Обратное движение печени вызывает сокращение мышц брюшного пресса. Во-вторых, это так называемый тазовый дыхательный механизм, описанный ранее (см. с. 258), — движения вверх и вниз лобковых костей вместе с брюшными рёбрами, изменяющие объём брюшной полости.

У черепах вентиляции лёгких способствуют различные группы мышц-антагонистов. Выдох осуществляет мышца, сжимающая внутренности (производная брюшного пресса), а также набор мелких мышц, натягивающих окружающую лёгкие брюшину (плевру). Главный механизм вдоха — приращение объёма полости панциря вследствие выравнивания мягкого вогнутого дна глубоких ниш, куда черепаха прячет колени. Оно становится плоским при напряжении подстилающего кожу тонкого мускульного пласта (также производного мышцы брюшного пресса).

У большинства змей развито лишь правое лёгкое, а левое рудиментарно; наличие функционирующего левого лёгкого считается примитивным признаком.

У пресноводных черепах помимо лёгочного дыхания присутствует и водное, осуществляемое через выстилку клоаки и ротоглоточной полости, а также стенку мочевого пузыря. Все пресноводные черепахи при длительном (в течение нескольких часов) пребывании под водой и особенно в период зимовки используют преимущественно гликолиз.

Лимфатическая система хорошо развита у пресмыкающихся, их лимфатические сосуды шире, чем у млекопитающих. Однако лимфатические узлы, где идёт размножение белых кровяных телец лимфоцитов, у рептилий отсутствуют, их место занимают обширные лимфатические цистерны. Имеется пара лимфатических сердец — полых двухкамерных пузырьков с тонкими мускульными стенками, которые перегоняют лимфу в широкую брюшную цистерну, а оттуда — в грудные каналы, впадающие в основания ярёмных и подключичных вен.

Большинство пресмыкающихся — хищники, захватывающие пищу челюстями, хотя у некоторых представителей класса в ловле добычи участвует и язык. Хамелеоны способны выбрасывать язык на расстояние, почти равное длине своего тела (см. с. 261). У варанов, некоторых других ящериц и у змей раздвоенный язык служит лишь органом осязания и доставляет пробы для якобсонова органа, тем самым участвуя в обонятельной ориентации.

Зубы большинства рептилий имеют простую коническую форму и сменяются многократно. Например, у нильского крокодила, достигшего длины тела 4 м, каждый зуб уже успел смениться 45 раз. Захват добычи обычно осуществляется быстрым движением головы (у ядовитых змей скорость броска около 2,4 м/с), при подводной охоте (в том числе у черепах) он сопровождается всасывающим действием глотки.

К числу облигатных хищников среди рептилий относятся крокодилы, змеи и некоторые ящерицы (например, гекконы, вараны, хамелеоны). Сухопутные черепахи в первые годы жизни питаются преимущественно беспозвоночными, становясь с возрастом всё более и более растительноядными. Морские и пресноводные черепахи могут потреблять и животную, и растительную пищу. Для многих ящериц характерно смешанное питание, причём во взрослом состоянии некоторые из них (крупные сцинки, игуаны, агамовые) могут питаться почти исключительно растительной пищей. Узкая пищевая специализация встречается у рептилий редко. Примером могут служить африканские (семейство Dasypeltidae) и азиатские (род *Elachistodon*) змеи-яйцееды, а также южноамериканские древесные змеи (подсемейство Dipsadinae), питающиеся исключительно улитками, и слепуны (семейство Leptotyphlopidae), специализированные в питании термитами.

Слюнные железы у большинства рептилий развиты хорошо и выделяют обильный слизевой секрет, лишённый однако пищеварительных ферментов. Лишь у ядовитых змей и ящериц-ядозубов специализированные ядовитые железы вы-

деляют в составе ядов многочисленные и сильнодействующие протеолитические (расщепляющие белок) ферменты, способствующие более быстрому перевариванию проглоченной добычи.

Основные функции печени состоят в запасании углеводов в форме животного крахмала (гликогена), связывании ядовитого аммиака (в виде мочевой кислоты, реже — мочевины), разложении гемоглобина из отживших эритроцитов и секреции жёлчи, продуцируемой в ходе этого процесса. Суммарная эффективность использования пищи рептилиями достигает 80 % у насекомоядных форм и падает до 50 % у растительноядных. Время полного прохождения пищи через кишечный тракт составляет, например, у всеядных новорождённых зелёных черепашек (*Chelonia mydas*) при оптимальной температуре 394 ч, причём большую часть времени этот материал (химус) находится в толстом кишечнике. Напротив, у змей большую часть времени (до 80 %) пища переваривается в желудке, причём волосы, перья, когти и зубы животных выходят с фекалиями практически не изменёнными.

У рептилий вода составляет 70 % массы тела. Большинство рептилий нуждается в доступе к открытой воде, которую они пьют, либо втягивая всасывающими движениями глотки (черепахи, змеи), либо лакая языком (ящерицы). Однако многие виды пресмыкающихся пьют воду лишь изредка, другие не пьют её совсем, получая необходимую им влагу с пищей или за счёт метаболического окисления жиров. В сухом воздухе при высоких температурах рептилии теряют воду за счёт испарения с поверхности дыхательных путей и лёгких, а также через кожу. Уровень этих потерь у сухопутных животных относительно невелик и составляет за 10 ч от 0,015 (американский полоз-бегун, *Masticophis flagellum*) до 2,4 % массы тела (шестилинейчатый сцинк, *Scincus sixlineatus*). У полуводных же рептилий, например крокодилов, потери воды за счёт испарения с кожи могут быть существенно выше. Так, у миссисипского аллигатора (*Alligator mississippiensis*) при температуре 38 °C эти потери составили за 10 ч 10 % массы тела животного. В среднем показатели влагопотерь, приведённые к единице поверхности кожи, оказываются у крокодилов (особенно кайманов) примерно в 20 раз выше, чем у обитающих в пустыне рептилий. Находясь в воде, крокодилы поглощают воду покровами почти с той же скоростью, что и теряют её на суше за счёт испарения.

Количество выделяемой рептилиями мочи в норме невелико и в среднем составляет около 5 % того, что характерно для млекопитающих. Важно отметить, что при этом моча рептилий остаётся гипотоничной по отношению к плазме крови. При избытке солей в организме рептилий, в частности у морских обитателей (морских черепах, змей, гребнистого крокодила, морской игуаны), а также у большинства рептилий-хищников, гипертонические растворы выделяются экстраренальным путём (в обход почек), т.е. с помощью орбитальных и носовых желёз, у крокодилов ещё и подъязычных, а у некоторых морских змей — нёбных. Пустынные ящерицы и змеи обычно выделяют избыток солей через носовые железы, отчего у этих видов часто вокруг ноздрей формируются солевые кристаллы.

Анализаторы. В восприятии *обонятельных* стимулов у большинства рептилий, за исключением морских черепах и крокодилов, участвуют две независимо действующие рецепторные системы — орган обоняния на воздухе и вомероназальный (или якобсонов) орган. У древесных форм (некоторые агамовые, игуаны, анолисы, хамелеоны) обе хеморецепторные системы сильно редуцированы. Напротив, у наземных ящериц и змей показана важная роль, которую обоняние

играет при распознавании половых партнёров, а иногда, по-видимому, и при поисках добычи. Важную роль в отыскании партнёров и выборе предпочитаемой пищи играет обоняние у наземных и пресноводных черепах. У рептилий с глубоко раздвоенным языком (все змеи, вараны, ядозубы и многие другие ящерицы) и у некоторых ящериц с округлым кончиком языка (сцинки, гекконы) развитие якобсонова органа доминирует над таковым собственно обонятельного отдела. Показано, что обыкновенный уж (*Natrix natrix*), преследуя добычу, пользуется только вомероназальным органом. У гремучих змей отмечали характерную защитную реакцию на присутствие их важных врагов — различных подвидов королевской змеи и других офиофагов (охотников на змей) — и даже на запах подстилки из убежищ этих видов.

Для большинства рептилий с дневной активностью *зрение*, по-видимому, служит основным сенсорным источником пространственной ориентации, в том числе для водных и древесных обитателей. В дрессировочных опытах с различными ящерицами было показано, что они уверенно различают 5—8 цветов, в том числе красный, оранжевый, жёлтый, жёлто-зелёный, синий и фиолетовый, а также различные градации серого. У крокодилов и змей способности к различению цветов обнаружить не удалось. Сейшельские исполинские черепахи в эксперименте различали синий, зелёный и красный цвета, а болотные черепахи оказались особенно чувствительными к длинноволновой части спектра вплоть до инфракрасного излучения. У большинства пресноводных черепах помимо палочек присутствуют и три вида колбочек, восприимчивых преимущественно к красному, оранжевому и жёлто-зелёному цветам. Четыре типа цветных масляных капель, присутствующие в колбочках, предположительно формируют среди них 5 спектральных классов. Острота зрения, по данным экспериментов, у болотной черепахи примерно в 4 раза выше, чем у прыткой ящерицы, и примерно в 5 раз уступает остроте зрения человека. Аккомодация зрения с наводкой на близкую дистанцию осуществляется у большинства рептилий расположенной по периметру хрусталика ресничной мышцей, делающей его более выпуклым. У змей хрусталик неэластичен (видимо, вследствие временной редукции глаз у роющих предков), специальная мышца выдвигает его вперёд и делает глаз более «близоруким». У крокодилов и некоторых гекконов хорошо развита отражающая выстилка глаза за сетчаткой — зеркальце (tapetum lucidum), удваивающее освещённость сетчатки и тем самым повышающее чувствительность глаз ночных животных (обладателей «светящихся» глаз). Зрачок глаза имеет у рептилий разнообразную форму, что определяет скорость реакции на изменение освещённости и коэффициент степени перекрывания светового потока. Так, у дневных ящериц, некоторых ночных морских змей и всех черепах зрачок округлой формы. У крокодилов, гаттерии, большинства питонов, гадюк и гекконов зрачок вертикально-щелевидный, почти мгновенно замыкающийся при увеличении освещённости, но с сохранением в щели радужины серии крошечных отверстий. Омывание роговицы осуществляют у рептилий окологлазничные железы — слёзная и гардерова. Первая слабо развита у змей, но гипертрофирована у морских черепах в связи со своей ролью в выделении электролитов. У рептилий хорошо развиты подвижные веки — нижнее, верхнее и мигательная перепонка. У змей, большинства гекконовых, чешуеногов, двуходок, а также ночных и некоторых сцинковых ящериц веки сомкнуты и сращены, нижнее превращено в прозрачный щиток, под которым циркулирует омывающая роговицу слёзная жидкость. У представителей нескольких семейств ящериц и гаттерии

имеется теменной глаз, который формируется как выпячивание тонкой крыши промежуточного мозга впереди от эпифиза и, по-видимому, служит солнечным дозиметром.

Слуховая чувствительность рептилий определяется особенностями строения и функционирования как внутреннего, так и среднего уха. Черепахам с их относительно толстой и поверхностно расположенной барабанной перепонкой, тяжелой слуховой косточкой и низким коэффициентом усиления (отношение площади барабанной перепонки к площади овального окна у черепах в среднем равно семи) доступны для восприятия лишь низкие частоты до 500—1 000 Гц. У чешуйчатых рептилий с хорошо развитым средним ухом барабанная перепонка, защищенная наружным слуховым проходом, исключительно тонка (у гекконов — до 4 мкм) и обширна, чем достигаются высокие коэффициенты усиления (от 40 до 180).

Многие рептилии шипят, резко выдыхая воздух из лёгких (змеи, некоторые черепахи, ящерицы, хамелеоны и др.). Некоторые змеи усиливают громкость таких звуков, например, делая плоским шейный отдел и тем самым растягивая передний отдел лёгкого, так называемое трахейное лёгкое, играющее в данном случае роль резонатора для усиления звука. Нередко у рептилий используются разного рода стридуляционные механизмы (производящие различного рода скрипы) как источники предупредительных, отпугивающих или отвлекающих сигналов. Так, у песчаной эфы (*Echis carinatus*), шумящей гадюки и африканского яйцееда (*Dasypeltis scabra*) пильчатые чешуи на боках тела издают громкое предупреждающее шуршание, когда животное трёт боками друг о друга участки тела, уложенного плотным зигзагом («челноком»). Наиболее специализированный источник «механического голоса» представляет собой погремушка на хвосте гремучников (*Sistrurus* и *Crotalus*). Она образована гирляндой крупных поперечных кожных складок, сохраняющихся при линьке. Издавать звуки за счёт голосовых связок способны только гекконы и крокодилы.

Специализированные *терморецепторы*, реагирующие на инфракрасное тепловое излучение, были экспериментально исследованы у 8 видов гремучих змей и родственного им щитомордника (*Crotalus*, *Ancistrodon*). Чувствительность лицевой ямки перед глазом при регистрации изменений температуры составила тысячные доли градуса. Сходные органы несколько меньшей чувствительности описаны и у удавов (Boidae) на верхне- и нижнегубных щитках.

Поведение рептилий

Прогрессивное развитие головного мозга у рептилий, в частности увеличение его относительных размеров (в пределах 0,5—1,0 % от массы тела), и приобретение рептилиями элементов новой коры несомненно служат основой значительно более сложных и разнообразных поведенческих стереотипов, чем у амфибий. У большинства рептилий хорошо развиты обоняние, зрение, слух и тактильная чувствительность. Рептилии способны вырабатывать устойчивые условные рефлексы.

Вместе с тем, как и у других пойкилотермных животных, все поведенческие акты рептилий в большой мере зависят от окружающей температуры, под влиянием которой рептилии перестраивают своё поведение, оптимизируя температуру тела с помощью *поведенческой терморегуляции*. Именно зависимость от источников

тепла определяет характер суточной активности большинства рептилий в разных климатических зонах. Меняя форму и положение тела относительно потока солнечных лучей, рептилии способны поддерживать свою температуру в узких рамках оптимума. Так, высокогорные формы (например, перуанские игуаны *Liolaemus*), уплощая тело и располагаясь на поверхности камней, освещаемых солнцем под прямым углом, поддерживают свою температуру на уровне около 30 °С при температуре окружающего воздуха около 0 °С. Пустынные формы (особенно змеи), обитающие в условиях чрезвычайно высоких температур на грунте, регулируют свою температуру, зарываясь в песок и выставляя на поверхность небольшие участки тела. В ночное время рептилии используют нагретые за день камни или открытые участки почвы. Вот почему во многих жарких участках мира змеи по ночам скапливаются на тёплом асфальте автодорог и в массе погибают под колёсами машин.

Чаще всего для поддержания температуры тела на оптимальном уровне рептилии чередуют периоды пребывания на солнце и в тени. Необходимость поддержания температуры тела на оптимальном уровне вынуждает рептилий постоянно чередовать любые формы двигательной активности (пищедобывательной, оборонительной, брачной и т. п.) с более или менее продолжительными периодами прогревания (*баскинга*), что зависит от сезона, времени суток или погодных условий.

В брачный сезон рептилии демонстрируют разнообразные и подчас достаточно сложные стереотипы *ритуализованного* поведения. У видов, брачный ритуал которых основывается преимущественно на визуальных стимулах, в опознавании особей своего вида важную роль играют специальная поза, демонстрация подверженных половому диморфизму особенностей окраски, сигнальные движения контрастно окрашенного хвоста (например, у круглоголовок) или встряхивание головой со специфичной для вида частотой. У многих видов ящериц самцы опознают самок по крайне пассивной реакции последних на ухаживания партнёра. Экспериментально было показано, что наркотизированные (обездвиженные) самцы воспринимались другими самцами в качестве самок.

Широкое распространение у рептилий имеют различные варианты *демонстрационного поведения*, сопровождающего брачное соперничество, поддержание определённой территориальной структуры или проявляющегося как один из приёмов оборонительного поведения. Соперничество часто имеет бескровный характер, победителями оказываются наиболее упорные и выносливые самцы. Такие «поединки» особенно характерны для черепах и змей (в широко известных «танцах змей» всегда участвуют только самцы). Однако у крокодилов, крупных варанов, а также многих игуан и других ящериц стычки между самцами могут сопровождаться нанесением травм.

В большинстве случаев брачное соперничество и территориальные конфликты между самцами осуществляются одновременно как механизмы поддержания иерархии или территориальной структуры. Самки не попадают в разряд объектов агрессии со стороны самцов, им адресовано только ухаживание, в поддержании территориальной структуры популяции они обычно не участвуют.

Примеры охраны рептилиями своих кладок или детёнышей редки. У некоторых сцинков (*Eumeces*) самки держатся вблизи гнезда, отгоняя от него мелких хищников. Есть свидетельства, что иногда после баскинга они подогревают своим телом кладку. Охраняют свои гнёзда и некоторые змеи, например королевская кобра (*Ophiophagus hannah*) и американская иловая змея (*Farancia abacura*). Самка миссисипского аллигатора (*Alligator mississippiensis*) охраняет гнездо в

течение всего периода инкубации яиц, а после вылупления детёнышей забирает их в пасть и относит к ближайшему водоёму или к специально вырытым канавкам («крокодиловым ямам») с водой, которые также ревниво охраняет. Детёныши могут оставаться с матерью до года. Сходным образом поступают и самки нильского крокодила (*Crocodylus niloticus*), которые к тому же помогают детёнышам, вылупляющимся под землёй и издающим призывные звуки, выбраться наружу из подсохшего и затвердевшего прибрежного грунта. По наблюдениям в неволе, детёныши обыкновенной гадюки (яйцеживородящей формы) не отходят далеко от матери и при тревоге ищут укрытие под её телом.

Поддержание границ занятого индивидуального участка может осуществляться патрулированием, запаховой маркировкой (у змей и ящериц), пограничными демонстрациями (расправлением горловой складки у древесных игуан, боковых складок у летучих драконов *Draco*) или голосовыми сигналами (у крокодилов и гекконов). Позы угрозы могут сопровождаться зрительным увеличением размеров тела за счёт расправления околоротовых (у ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus*) или шейных складок (у австралийской плащеносной ящерицы *Chlamydosaurus kingii*), громким шипением (у змей и хамелеонов), изменением окраски (у агам), прыжками в сторону соперника (у круглоголовок). Хорошо известны позы угрозы кобр, поднимающих вертикально переднюю часть тела и расправляющих шейный капюшон, а также предупреждающее поведение гремучих змей, стрекочущих при опасности «погремушкой».

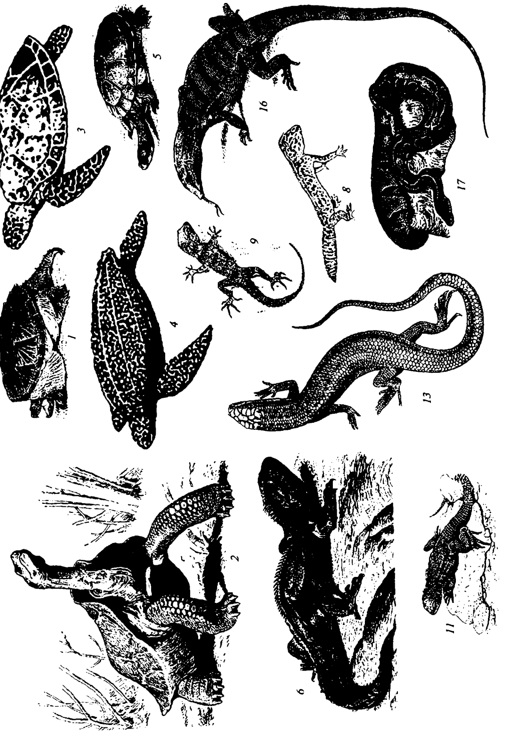
Практически все рептилии ведут оседлый образ жизни, редко удаляясь от освоенной ими индивидуальной территории. Более того, будучи искусственно перемещёнными даже на значительные расстояния, взрослые рептилии практически всегда возвращаются на свои участки или, по крайней мере, передвигаются в сторону «дома». Особенно уверенно возвращаются «домой» морские черепахи, даже с расстояния в сотни километров. Крокодилы, даже молодые особи, возвращаются в родные места с расстояний в 2—10 км, хотя иногда тратят на это достаточно много времени. У ящериц хоминговые реакции сильнее выражены у территориальных видов и обычно у самцов. Обратные примеры можно найти, например, среди змей или пресноводных черепах, мигрирующих к местам зимовочных убежищ.

Разнообразие, распространение, образ жизни и значение современных рептилий

От былого разнообразия рептилий, известного из палеонтологической летописи, в настоящее время сохранились только четыре отряда (всего 8 734 вида), представители трёх подклассов — Черепахи из Анапсид (Testudines, s. Chelonia; около 313 видов), из Лепидозавров — Клювоголовые, или Клинозубые (Rhynchocephalia, s. Sphenodontia; два вида), и Чешуйчатые (Squamata: ящерицы — 5 247, включая 168 видов двуходок, змеи — 3 149, всего 8 396 видов), из Архозавров — Крокодилы (Crocodylia; 23 вида).

ПОДКЛАСС ЧЕРЕПАХИ (TESTUDINES, S. CHELONIA)

Представители этого подкласса (рис. 136, *1—5*) отличаются от всех других позвоночных животных наличием панциря, чаще всего абсолютно негибкого, который образован почти исключительно покровными костями. Подвижность осевого


1
2
3
4
5
6
8
9
11
13
16
17

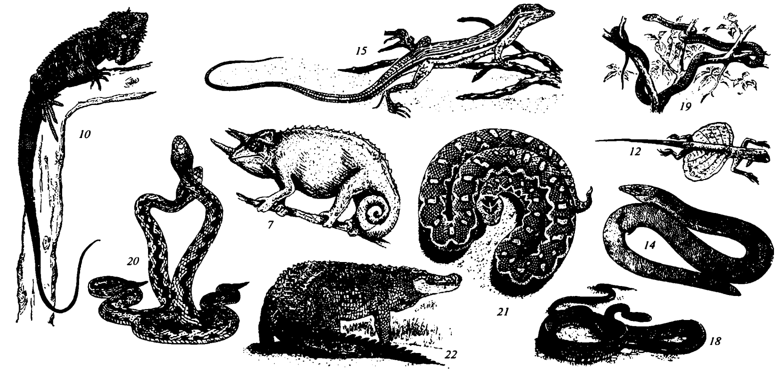


Рис. 136. Некоторые представители современных групп рептилий:

1 — каймановая черепаха (*Chelydra serpentina*) из Северной Америки, представитель скрытошейных, в угрожающей позе; *2* — слоновая черепаха (*Geochelone elephantopus*) с Галапагосских островов; *3* — зелёная черепаха (*Chelonia mydas*), представитель морских черепах; *4* — кожистая черепаха (*Dermochelys coriacea*) с загадочными родственными связями; *5* — австралийская змеиношея черепаха (*Chelodina longicollis*), представитель более примитивной группы бокошейных; *6* — гаттерия (*Sphenodon punctatus*), живое ископаемое из Новой Зеландии; *7* — хамелеон Джексона (*Chamaeleo Jacksonii*); *8* — эублефар иранский (*Eublepharis angramainyu*), представитель примитивных ящериц — гекконов; *9* — каспийский голопалый геккон (*Gymnodactylus caspius*); *10* — зелёная игуана (*Iguana iguana*); *11* — хорасанская агама (*Stellio erythrogaster*); *12* — летучий дракон (*Draco volans*); *13* — золотистая мабуя (*Mabuya aurata*), представитель сцинковых; *14* — двупалая нессия (*Nessia didactyla*) с распространенной среди сцинковых ящериц тенденцией редукции конечностей; *15* — полосатая ящурка (*Eremias scripta*) из семейства Настоящие ящерицы; *16* — серый варан (*Varanus griseus*); *17* — королевский питон (*Python regius*) из Западной и Экваториальной Африки; *18* — куроед (*Spilotes pullatus*), крупный американский полоз; *19* — африканский бумсланг (*Dispholidus typus*), весьма ядовитый, но не очень опасный; *20* — обыкновенные гадюки (*Vipera berus*) в брачном танце; *21* — песчаная эфа (*Echis carinatus*) в характерной позе готовности к атаке; *22* — крокодил (*Crocodylus* sp.)

скелета сохраняется только в шейном и хвостовом отделах. Зубы отсутствуют и заменены прочным роговым клювом. Все черепахи — яйцекладущие животные.

Черепахи населяют наземные местообитания, пресноводные и морские акватории, тяготея преимущественно к тёплым климатическим регионам. Наибольшего видового разнообразия они достигают в Северной Америке и Юго-Восточной Азии.

Известны две крупные ветви черепах. Бокошейные черепахи (Pleurodira) прячут свою длинную шею под боковым навесом панциря, резко загибая её вбок и назад. Скрытошейные (Cryptodira) полностью втягивают шею внутрь туловища, S-образно сгибая её в сагиттальной плоскости.

Современные бокошейные черепахи (66 видов, все обитатели пресноводных водоёмов) распределены по трём семействам. Южно-американская мата-мата (*Chelus fimbriatus*; семейство Chelidae) отлично замаскирована: плоский панцирь — водорослями, а длинная шея и голова — кожными выростами. Челюсти слабы, мелкую добычу она всасывает. Австралийская змеиношеяя черепаха (*Chelodina rugosa*; близкий вид см. рис. 136, *5*) приспособлена к сезонности климата: она откладывает яйца под водой (редкий случай для амниотических яиц) — в зоне половодья во время влажного сезона. После пересыхания водоёма начинается развитие эмбрионов, детёныши вылупляются в начале следующего половодья. У крупнейшей среди бокошейных широкой щитоногой черепахи (*Podocnemis expansa*; семейство Podocnemidae), растительноядного обитателя бассейнов Амазонки и Ориноко, длина карапакса достигает 90 см.

Скрытошейные черепахи: из трёх видов, относящихся к этой группе пресноводных каймановых черепах (семействе Chelidridae; рис. 136, *1*), два американских вида — это всеядные черепахи с относительно крупной головой и мощными челюстями, фактически неспособные прятать в панцирь шею и ноги. У самой крупной из них — грифовой черепахи (*Macroclemys temminckii*) — карапакс имеет до 70 см в длину при массе тела до 80 кг.

Морские черепахи (семейство Cheloniidae; семь видов пяти родов) адаптированы к пелагическому образу жизни. Они плавают, взмахивая передними конечностями, превращенными в ласты. На сушу выходят только самки — для откладки яиц. Морские черепахи широко мигрируют, ориентируясь на магнитное поле Земли, абсолютно консервативны при выборе мест и сроков отладки яиц. Суповая (зелёная) черепаха (*Chelonia mydas*; рис. 136, *3*) исключительно растительноядна, остальные хищны или всеядны. Самые крупные (до 1,5 м) — это суповая черепаха и логгерхед (*Caretta caretta*). Бисса (*Eretmochelys imbricata*) известна особо красивым карапаксом с толстым роговым слоем. Прежде его использовали для производства «черепаховых» гребней, очковых оправ и т. д. Весьма своеобразна кожистая черепаха (*Dermochelys coriacea*; рис. 136, *4*), член монотипического (включающего один-единственный вид) семейства Dermochelyidae (длина её может превышать 2 м). Относительно тонкий кожистый карапакс инкрустирован многоугольными остеодермами. Костный пластрон представляет собой лишь узкий ободок. Способны поддерживать температуру тела несколько выше окружающей и в связи с этим посещают более высокие широты, чем представители Cheloniidae.

Космополитично распространённое семейство Emydidae охватывает 93 вида. В основном пресноводные, небольшое число солоноватоводных, остальные виды — сухопутные, в том числе крупные (с длиной карапакса до 60—80 см). Виды семейства, в основном, всеядны и растительноядны, некоторую долю составляют хищные, включая европейскую болотную черепаху (*Emys orbicularis*). Сухопутные

черепахи, или тестудиниды (Testudinidae, около 40 видов), широко распространены на всех континентах, кроме Австралии и Антарктиды, и некоторых островах. Они отличаются высоким панцирем и столбообразными конечностями. Шея и голова полностью втягиваются под карапакс, а передние конечности плотно прикрывают их спереди и с боков этакими прочными колодами, образованными в результате негибкого соединения предплечья и кисти, покрытых грубой кожей. Известны гигантские экземпляры на островах Галапагос и Альдабра — с длиной карапакса до 130 см (*Geochelone*; рис. 136, *2*). Растительноядные и всеядные. Плодовитость некоторых сухопутных черепах ограничена, иногда откладывается единственное яйцо (максимум — 50 яиц).

Хищные мягкотелые, или трёхкоготные, пресноводные черепахи (семейство Trionychidae, около 25 видов) широко распространены в тёплой и умеренной зонах всех континентов, кроме Австралии. В России известна дальневосточная мягкотелая черепаха *Trionyx sinensis*. Панцирь сильно сплюснут дорсовентрально. Остеодермы карапакса редуцированы, его ажурный костный каркас (из рёбер) затянут толстой гладкой кожей с широкими навесами по краям. Только три пальца стопы снабжены когтями (отсюда название рода), IV и V пальцы заключены в общую перепонку. Очень сильные и острые челюсти способны к чрезвычайно эффективным укусам.

ПОДКЛАСС ЛЕПИДОЗАВРЫ (LEPIDOSAURIA)

Отряд Клювоголовые (Rhynchocephalia)

К этому отряду относятся два современных вида — гаттерии (*Sphenodon*; рис. 136, *6*), внешне напоминающие ящерицу. Хвост способен к аутотомии.

Гаттерии встречаются только на нескольких небольших островах у берегов Новой Зеландии. Половой зрелости достигают к 20 годам. Откладывают до 15 яиц, инкубация которых может продолжаться до 11—16 месяцев. Продолжительность жизни в неволе превышает 50 лет. Несмотря на строгую охрану и полный запрет на продажу и вывоз гаттерий, их существованию угрожают завезённые или случайно проникающие на острова крысы, кошки, собаки и т. п. Современные популяции гаттерий суммарно оцениваются в 50—60 тыс. особей.

Отряд Чешуйчатые рептилии (Squamata)

Отряд объединяет ящериц (включая амфисбен) и змей (рис. 136, *7—21*). Характерно наличие в покровах так называемых роговых чешуй. В действительности их чешуи состоят не только из ороговевшего эпидермиса, но и включают значительную прослойку кориума, а в его толще нередко и остеодерму. Конечности ящериц могут быть частично или полностью редуцированы; среди змей остатки задних конечностей заметны лишь у некоторых примитивных групп. Хвост у большинства способен к аутотомии (при этом конвульсивное сокращение мускулатуры переламывает один из позвонков). Для представителей отряда характерно внутреннее оплодотворение с помощью парных совокупительных органов самцов. Более 20 % всех чешуйчатых яйцеживородящи и живородящи.

У представителей восьми семейств ящериц встречается партеногенетическое размножение. Оно характерно для гибридных популяций, обычно состоящих исключительно из самок. Наряду с диплоидными популяциями самок в результате спаривания с самцами (прежде всего, родительских видов) возникают триплоидные линии.

Распространены чешуйчатые всесветно, наибольшего разнообразия они достигают в тропиках. Два вида (живородящая ящерица *Lacerta vivipara* и обыкновенная гадюка *Vipera berus*) заходят за Северный полярный круг. Есть семейства с широкими ареалами, у других ареал мозаичен или разорван, в некоторых семействах высока степень эндемизма (особенно в составе островных фаун).

Подотряд Ящерицы (Sauria)

Агамовые ящерицы (семейство Agamidae) — это приблизительно 300 видов, обитающих в Африке, Южной Азии, на островах Индо-Австралийского архипелага и в Австралии. Дневные, преимущественно наземные, — от средних до крупных размеров (до 1 м). Известны такие представители семейства, как австралийская плащеносная ящерица *Chlamydosaurus*, обитающий в Южной Азии летучий дракон *Draco volans* (рис. 136, *12*), растягивающий на удлиненных и подвижных рёбрах летательную перепонку, австралийский молох *Moloch*, который покрыт крупными острыми шипами и пёстро окрашен, кормится в основном муравьями. Размножаются агамовые путём откладки яиц, за исключением некоторых круглоголовок (род *Phrynocephalus*), которые живородящи. Многие виды агам (роды *Agama* и *Stellio*; рис. 136, *11*) живут колониями, проявляя иерархические отношения и сложное территориальное поведение.

Хамелеоны (семейство Chamaeleonidae, рис. 136, *7*, всего приблизительно 130 видов) распространены на Африканском континенте, на Мадагаскаре (более половины видов семейства — его эндемики), в Индии, на о. Цейлон и на юге Пиренейского полуострова. Почти исключительно древесные ящерицы (с длиной тела без хвоста от 2,5 до 63 см). Туловище обычно несколько сплюснуто с боков, а голова нередко несёт гребень или рога. Кормятся хамелеоны насекомыми средней величины, как правило, летающими, которых ловят при помощи длинного языка (см. с. 261). Подкрадываться к добыче помогают цепкий хвост и специализированные конечности: кисть и стопа превращены в двустворчатые захваты (клешни). Глаза замаскированы кольцевыми веками, которые пронизаны мышечными волокнами и перемещают маленький разрез синхронно со зрачком. Способны изменять окраску покровов. Большинство хамелеонов откладывают яйца в гнёзда, выкопанные в земле, немногие остальные — яйцеживородящие.

В семействе Игуановые (Iguanidae) наиболее типичные представители это подсемейство Iguaninae (34 вида), с длиной тела без хвоста от 14 до 70 см. Среди них есть наземные формы (род *Cyclura*), скальные (*Ctenosaura*), древесные (*Iguana*; рис. 136, *10*) и даже водные, как галапагосская морская игуана (*Amblyrhynchus*). Наряду с животными кормами они потребляют плоды, цветы и даже листья. Листоядные игуаны, наземные и древесные, обычно имеют довольно крупные размеры. Передний участок толстой кишки у них расширен и содержит до 11 поперечных складок-клапанов, предположительно замедляющих движение содержимого в зоне деятельности симбионтов, микроорганизмов, способствующих расщеплению целлюлозы.

Линейная колючая игуана (*Sceloporus grammicus*) стала модельным объектом для популяционно-генетических исследований. Василиск (*Basiliscus*) способен к двуногому бегу по поверхности воды — благодаря относительно крупным размерам стоп и резкости толчков. При опасности может нырять и на короткое время затаиваться на дне.

К семейству Гекконовые (Gekkonidae) относят гекконов, а также чешуеногов (подсемейство Pygopodinae), нередко помещаемых в отдельное семейство, и эублефаров (рис. 136, *8*). Типичные гекконы — ночные существа. Они ведут скальный или древесный образ жизни и снабжены приспособлением к лазанию по гладким поверхностям — это густые щётки на вентральных поверхностях пальцев, образованные микроскопическими ветвящимися к вершине ворсинками. Поверхность щётки, образованная вершинами ворсинок, близка к идеальной пластичности и настолько плотно прилегает к поверхности субстрата, что вступает с ним в слабое межмолекулярное взаимодействие, испытывая ван-дер-ваальсовы силы притяжения. Устанавливая конечность на субстрат, геккон резко втыкает в него ворсинки, а затем слегка протягивает лапку вдоль поверхности, уравнивая натяжение ворсинок. Снимая палец, геккон выворачивает его на тыльную сторону и отклеивает с конца, как мы поступаем с липучкой. Эублефары, как и некоторые собственно гекконы, перешедшие к наземному образу жизни (рис. 136, *9*), не имеют ворсинок на пальцах. Большинство видов откладывают яйца, но есть и несколько живородящих. Известны несколько партеногенетических видов.

Чешуеноги, обитатели Австралии и Новой Гвинеи, — змеевидные безногие ящерицы с рудиментами задних конечностей в виде покрытых чешуёй кожных лоскутов на уровне клоаки. Живут в норах, на поверхности, прячась под подстилкой, в сыпучем песке. Кормятся насекомыми и пауками, но два вида лиалисов (*Lialis*) охотятся на сцинков, причём относительно крупных. Перед проглатыванием долго душат добычу, сжимая челюстями в области сердца. Размножаются чешуеноги яйцами, откладывая всего по несколько штук.

Амфисбены, или двуходки (надсемейство Amphisbaenia, 170 видов), распространены в Америке, в основном в Южной, в южной половине Африки и в окружении Средиземного моря. Почти все безноги, две маленькие передние конечности сохранены только у одного калифорнийского рода, названного соответственно двуногом (*Bipes*). Длина тела варьирует от 10 до 80 см (у ибижары *Amphisbaena alba* из Южной Америки). Хвост относительно короток. Как и у большинства других тонкотелых чешуйчатых, одно лёгкое редуцировано. Все амфисбены адаптированы к рытью, по-видимому, первично. У многих череп заметно укреплён, кожные чешуи у всех расположены поперечными кольцами (как правило, по два на сегмент тела); механизм продвижения амфисбен в норах, напоминает гусеничный ход змей (см. с. 283), но продольно движутся кольца, а не только брюшные щитки. Кормятся амфисбены почти исключительно беспозвоночными. Несколько видов рождают живых детёнышей, остальные откладывают яйца.

Тейид, или американских варанов (семейство Teiidae, около 140 видов), нередко подразделяют на два семейства — крупных (до 1 м) и мелких (от 10 см). Крупные ведут дневной образ жизни, среди них немало древесных, полуводных, как каймановая ящерица (*Dracaena*), специализированная в питании крупными моллюсками, раковины которых раздавливает многовершинными зубами. Мелкие тейиды тяготеют к скрытному, роющему образу жизни. Все откладывают яйца, встречается коллективное гнездование. Для ряда видов характерен партеноге-

нез. В частности, он обнаружен у трети из 45 видов хлыстохвостых ящериц рода *Cnemidophorus*, на примере которых детально изучен.

Семейство Настоящие ящерицы (Lacertidae) составляют дневные виды (всего приблизительно 215) от мелких до средних размеров, в основном насекомоядные (например, роды *Lacerta* и *Eremias* фауны России; рис. 136, *15*), некоторые отчасти растительноядные. Большинство видов ведёт наземный образ жизни, но существует и несколько древесных. Широко распространены в Африке и Евразии. Практически все яйцекладущие, за исключением части популяций обычного в средней полосе России вида, который так и назван — живородящей ящерицей (*Lacerta vivipara*). На Кавказе обитает комплекс видов, склонных к образованию гибридных партеногенетических популяций; недавно этот комплекс выделен в самостоятельный род, названный в честь открывателя партеногенеза у ящериц И. С. Даревского — *Darevskia*.

Сцинки, составляющие обширное (1 100 видов) и космополитически распространённое семейство Scincidae, характерны специфической кожей, гладкой, жёсткой (благодаря многочисленным мелким окостенениям кориума) и скользкой, что в определённой мере служит защитой от схватывания хищниками. В основном ведут наземную жизнь, много роющих, безногих, в том числе «плавающих» в сыпучем песке форм. Среди сцинков встречаются разные стадии редукции конечностей (рис. 136, *14*), происходившей независимо во многих линиях. Сцинки разнообразны по размерам тела — от 5 (без хвоста) до 32 см (у австралийского растительноядного синеязычного сцинка *Tiliqua scincoides*). Особенно широко распространены длинноногие сцинки рода *Eumeces* — в Северной и Центральной Америке, Северной Африке, Юго-Западной и Юго-Восточной Азии. Многим видам (около 45 %) присуще живорождение, в том числе истинное. Например, у представителей рода *Mabuya* (рис. 136, *13*) развита весьма совершенная плацента, бразильская мабуя (*Mabuya heathi*) передаёт через неё эмбрионам 99 % питательного материала.

Семейство Веретеницевые (Anguidae), насчитывающее чуть более сотни видов, широко распространено в Новом Свете, в Западной Евразии, Северо-Западной Африке и Южной Азии. Длина тела самых мелких видов укладывается в 70 мм, самый крупный, европейский желтопузик (*Ophisaurus apodus*), достигает 1,3 м в длину и охотится на мелких позвоночных. В этом семействе немало примеров редукции и полного отсутствия конечностей. Хорошее развитие окостенений кожи превращает её в подобие панциря (в частности, у желтопузика), разделённого ради свободы дыхательных движений на спинную и брюшную половинки. Обитающая в России обыкновенная веретеница (*Anguis fragilis*) живородяща, желтопузик откладывает яйца и охраняет кладку.

Варановые ящерицы (семейство Varanidae, рис. 136, *16*) — всего около 40 видов, в основном австралийские. Кроме того, обитают в Африке, Южной Азии, Китае и на островах Индо-Австралийского архипелага. Полная длина тела у них от 25 см до 3 м (у комодского варана *Varanus komodoensis*). Ведут дневной образ жизни. Длинный раздвоенный язык выдвигается подобно змеиному. Это активные охотники на относительно некрупную добычу, не брезгуют и падалью. Комодский варан использует совместную разделку крупной добычи. Размножаются откладкой яиц без попыток охранять кладку. Период инкубации — от 100 дней до года.

Семейство Ядозубы (Helodermatidae) заслуживает упоминания, хотя включает всего два вида, обитающих в Северной и Центральной Америке. Более популяр-

ный из них — жилатье (*Heloderma suspectum*). Это крупная ящерица, длиной до 50 см (не считая хвоста), она кажется толстой и неуклюжей, с относительно коротким хвостом. Ядозубы — единственные среди ящериц обладатели ядовитых желёз, которые, однако, не имеют сжимающих мышц. Яд пассивно стекает к острым желобчатым зубам. Кормятся мелкими позвоночными. Роют норы, способны влезать на деревья в поисках птичьих яиц. Откладывают яйца, которые обычно зимуют; вылупление примерно через 10 месяцев.

Подотряд Змеи (Serpentes, s. Ophidia)

Группа включает около 3 000 видов, распределённых по 18 семействам, из которых здесь будут упомянуты лишь основные. Змеи высокоспециализированы в передвижении без использования конечностей; они достигли необыкновенной свободы и ловкости в безногой локомоции, совершенно недоступных безногим ящерицам. Особое строение позвонков сообщает осевому скелету повышенную гибкость, в том числе вертикальную, и дополнительную прочность. Благодаря этому змеи способны повторять изгибами тела крупный рельеф субстрата, тем самым находя на нём опору, фиксировать конфигурацию этих изгибов и с высокой точностью перемещать их вдоль тела; при этом гладкая кожа скользит по опоре. В воде они используют ундуляционное плавание, сходным образом прокладывают извилистый тоннель в траве. На гладкой поверхности или на песке, не дающих прочной опоры их телу, змеи, например эфы (род *Echis*, рис. 136, *21*), используют «боковой ход». Они ундулируют с особо широкой амплитудой, приподнимая одни участки тела и прижимая к субстрату другие. В результате змея перемещается вбок. Существует ещё так называемый прямолинейный, или гусеничный, способ движения (особенно обычный для удавов) — комбинация приподнимания отрезков позвоночника с волнообразным продольным перемещением брюшных кожных щитков.

Змеи кормятся главным образом позвоночными — относительно мелкими четвероногими и рыбами, заглатывая их целиком, так как разделать добычу они не могут. Большинство змей способны очень широко раскрывать рот, практически на 180° разводя челюсти, необычно длинные, поскольку челюстной сустав часто располагается позади затылка. Половинки нижней челюсти способны выгибаться наружу и взаимно подвижны, так как их передние концы соединены между собой длинной связкой. Продольно подвижны и половинки верхней челюсти, причём независимо одна от другой. В результате рот может сильно растягиваться и выполнять движения, продвигающие крупные объекты в пищевод. Фиксированию добычи способствуют и многочисленные зубы, загнутые назад. Змея как бы натягивает себя на объект поглощения.

Змеи используют контактное обоняние, внося пробы для анализа тонким раздвоенным языком в вомероназальный (якобсонов) орган — камеры носовых мешков, открывающиеся на нёбе. Глаза прикрыты снаружи прозрачным щитком (приросшим нижним веком) и не имеют обычного для рептилий механизма аккомодации. Среднее ухо отсутствует. Более новое приобретение некоторых групп (удавов и ямкоголовых) — термолокаторы в виде углублений на боковых сторонах верхней челюсти.

Семейство Слепозмейки, или Слепуны (Typhlopidae) включает 200 видов. Населяют Южную Европу (в том числе юг Дагестана — червеобразная слепозмейка

Typhlops vermicularis), Африку, тропическую Америку, Южную Азию и Индо-Австралийский архипелаг. Неядовитые змеи, специализированные в рытье, подземные, ведущие чрезвычайно скрытный образ жизни. Могут рыть собственные норы или обитать в постройках муравьёв и термитов. Длина тела у большинства 20—45 см. Обнаруживаются рудименты костей таза. Глаза в различной степени редуцированы, вплоть до полного отсутствия. Маленький рот обращён вентрально, кормовые объекты очень мелки. Все виды яйцекладущи.

Семейство Удавы, или Ложноногие змеи (Boidae), широко распространено в тропиках и субтропиках, заходя севернее в Азии (до Казахстана) и на западе Северной Америки. Семейство насчитывает 72 вида, чрезвычайно разнородных по размерам тела от 20 см до 12 м (рекорды принадлежат южноамериканской анаконде *Eunectes murinus* и жившему в неволе сетчатому питону *Python reticulatus*) при массе тела более 120 кг. Большинство удавов (*Boa*) обитает в Новом Свете, а питоны — в Старом. Второе русское название семейства определяется присутствием рудиментов таза и задней конечности (в виде когтя). Среди его представителей есть роющие формы, полуводные и древесные. Многие специализированы в потреблении крупной добычи. Часть видов, особенно древесные, снабжены «термолокаторами» для поиска теплокровных животных — это губные ямки с чувствительной тонкой кожей в глубине. Все удавы живородящи, а все питоны (рис. 136, *17*) яйцекладущи. Самка питона инкубирует кладку, вырабатывая тепло за счёт мускульной дрожи.

Семейство Ужеобразные змеи Colubridae (рис. 136, *18*) — самое большое семейство змей, включающее свыше 1 800 видов, или более 60 % их числа в подотряде. Ужеобразные наиболее разнообразны — как по размерам тела, так и по представленным жизненным формам. Самой крупной считается азиатская крысиная змея *Ptyas carinatus* (длина до 3,5 м), самые мелкие в половозрелом состоянии укладываются в 10 см. Ядовитых среди ужеобразных немного, всего 45 видов, но среди них есть весьма опасные (например, бумсланг *Dispholidus typus;* рис. 136, *19,* или бойга *Boiga trigonata*). Это так называемые ложные ужи, их ядовитые зубы расположены в глубине ротовой полости. Среди ужеобразных встречаются обладатели узкой пищевой специализации, например моллюскоядные (азиатские *Pareas*, американские *Dipsas*), потребители одних лишь птичьих яиц (*Dasypeltis*). Эти змеи глотают их целиком, но при прохождении яиц по пищеводу пронзившими его стенку нижними отростками передних позвонков взрезают скорлупу и затем отрыгивают её. Наземные ужеобразные преимущественно откладывают яйца, водные склонны к яйцеживорождению.

Из наиболее известных представителей семейства нужно назвать обыкновенную медянку (*Coronella austriaca*), широко распространённую, хотя и редкую в средней России. Эта неопасная для человека змея с ядовитыми зубами в глубине ротовой полости питается в основном ящерицами, размножается дважды в году путём яйцеживорождения.

Из рода Настоящие ужи (*Natrix*) на территории России обитают три вида. Обыкновенный уж (*Natrix natrix*), широко распространённый в Европе (местами — до Полярного круга), размножается путем откладки яиц (крупная самка может отложить до 35 штук), которые перед откладкой могут некоторое время инкубироваться в яйцеводах. Обитает во влажных биотопах, хорошо и охотно плавает. Кормится молодью различных позвоночных и рыбами, заглатывая добычу без умерщвления.

Из 43 видов рода Стройные полозы (*Coluber*) в России встречаются 9. Эти охотники способны душить добычу, охватывая её кольцами тела или прижимая к внешним твёрдым предметам. Многие из них агрессивны, склонны наносить укусы, слюна у некоторых токсична. Самый крупный и агрессивный среди них — желтобрюхий, или каспийский, полоз (*Coluber caspius*, до 2,5 м длиной), распространённый в Молдавии, Украине, на Северном Кавказе и в Поволжье до Казахстана. Использует биотопы от лесных до пустынных, кормится ящерицами, змеями (в том числе ядовитыми), птицами, грызунами, разоряет птичьи гнёзда. Самка откладывает до 20 крупных яиц (45 мм длиной). Стрела-змея (*Psammophis lineolatum*, длина тела до 90 см) относится к роду песочных змей, в котором числят до 25 видов. Встречается в Казахстане, Средней Азии и Закавказье, главным образом в пустынях. Очень тонкая и быстрая, с ядовитыми зубами в глубине рта, охотится днём, добыча — почти исключительно ящерицы. Интересна обыкновенная королевская змея (*Lampropeltis getula*), обладатель красивой блестящей и ярко окрашенной кожи. Обитает в прибрежных областях США. Длина тела 1—2 м. Питается в основном другими змеями, в том числе ядовитыми, которые практически беззащитны перед этим хищником. Откладывает яйца вытянутой формы длиной до 50 мм (некоторые из 9 видов рода яйцеживородящи).

Семейство Аспидовые змеи Elapidae включает около 250 видов, которые распространены во всех частях света, кроме Европы. Для многих видов средняя длина близка к 2 м, самый крупный вид, королевская кобра (*Ophiophagus hannah*), достигает почти 6 м. Ядовитые зубы расположены на переднем краю верхнечелюстной кости. Аспиды мало агрессивны, кусают неохотно, используя в критических ситуациях предупреждающее поведение или окраску. Южноафриканская плюющаяся (ошейниковая) кобра (*Hemachatus*) выбрызгивает струйки яда навстречу противнику. Яд разнообразен и у многих видов чрезвычайно токсичен. После укуса тайпана (*Oxyuranus scutellatus*) человек умирает через несколько минут из-за паралича дыхательной мускулатуры, в ядовитых железах тигровой змеи (*Notechis scutatus*) содержится 400 смертельных доз. Многие аспидовые имеют однотонную сероватую окраску, другие — в виде чередующихся ярких цветных поперечных колец, как коралловые аспиды (*Micrurus*), в основном это некрупные змеи. Представители семейства способны чрезвычайно быстро передвигаться, на коротком рывке — до 32 км/ч (древесные мамбы *Dendroaspis*). Основной корм наземных — змеи, у лазающих — древесные лягушки. В большинстве своём аспидовые змеи откладывают яйца (2—3 десятка). Ошейниковая кобра и немногие другие яйцеживородящи, австралийская великолепная денисония *Austrelaps superbus* имеет подобие плаценты и признана живородящей.

Семейство Морские змеи (Hydrophiidae) включает 64 вида, которые считаются близкими к аспидовым. Распространены в тёплых водах Тихого и Индийского океанов. Их подразделяют на три группы — морских крайтов, плоскохвостов и ластохвостов. Это быстрые и ловкие пловцы, но они совершенно беспомощны на суше. Хвост, как правило, резко уплощен, толстая средняя часть тела нередко имеет округлое сечение диаметром до 7 см, а его передняя часть тонка, как карандаш, и увенчана маленькой головкой. Это позволяет морским змеям извлекать добычу из укрытий. Среди пелагических морских змей один из наиболее известных и широко распространённых видов — двухцветная пеламида (*Pelamis platurus*). Токсичность яда морских змей выше, чем у аспидовых змей. При спаривании они могут формировать огромные скопления. У многих образуется подобие плаценты,

и рождаются живые детеныши, уникально крупные (до половины длины тела матери), но малочисленные (менее десятка). Морские крайты откладывают яйца на суше, проявляя в первые дни после вылупления заботу о потомстве.

Семейство Гадюковые змеи (*Viperidae*). Гадюковые распространены на всех материках, кроме Австралии, где их замещают аспидовые змеи. Сейчас насчитывают 236 видов (второе место среди ядовитых змей мира), в том числе 158 видов ямкоголовых змей (в основном американских) и более 60 видов настоящих гадюк (исходно африканских). Длина тела взрослых варьирует в пределах 25—365 см. Ядовитый аппарат этих змей считается самым совершенным. Укороченная верхнечелюстная кость очень подвижна; она несёт только ядовитые зубы (1—2, не считая заместителей) и, поворачиваясь около поперечной оси на 90°, укладывает их в состоянии покоя горизонтально. Длина этих зубов от 0,5 см у обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, рис. 136, *20*) до 2,5 см у некоторых гремучих змей (из ямкоголовых) и даже 4 см у габонской гадюки (*Bitis gabonica*). Представители семейства — почти исключительно наземные виды. Окраска бывает однотонной или нередко расчленяющей, с геометрическим контрастным рисунком, маскирующей в условиях обычной среды, но не предупреждающей или отпугивающей, нередкой у аспидовых змей. Ямкоголовые змеи обладают термолокатором на боковой стороне головы в виде ямки между глазом и ноздрёй с невероятно чувствительным участком на дне. Большинству гадюковых присуще яйцеживорождение, но есть среди них и живородящие (в том числе обыкновенная гадюка), и яйцекладущие (например, южноамериканский бушмейстер *Lachesis mutus*, охраняющий кладку).

Наибольшую угрозу существованию современных чешуйчатых рептилий несёт преобразование или уничтожение их исходных местообитаний, а также отлов животных или сбор их яиц ради употребления в пищу (Центральная Америка, Юго-Восточная Азия). В отличие от других наземных позвоночных, например теплокровных, они не способны так быстро менять свои местообитания. В этом их уязвимость.

ПОДКЛАСС АРХОЗАВРЫ (ARCHOSAURIA)

Отряд Крокодилы (Crocodylia)

В этот отряд объединены современные представители подкласса, ведущие полуводный образ жизни (см. рис. 136, *22*). Покровы крокодилов усилены мощными окостенениями — остеодермами, подстилающими крупные чешуи. Зубы текодонтные (сидят в альвеолах — ячейках челюстей). Пальцы передних и задних лап объединены плавательной перепонкой. Хорошо развиты обоняние, зрение и слух, при этом крокодилы широко используют акустическую коммуникацию. Яйца они откладывают в прикрытые песком гнёзда, которые охраняют до вылупления детёнышей, иногда помогают им выбраться наружу и даже относят к воде. Это поведение нужно признать высшей для рептилий формой заботы о потомстве. Для крокодилов характерно циркумтропическое распространение, хотя два вида аллигаторов — миссисипский (*Alligator mississippiensis*) и китайский (*A. sinensis*) заходят в умеренный пояс.

Различают три семейства. Наиболее многочисленное из них — собственно Крокодиловые (Crocodylidae; 13 видов). Их отличает суженный конец рыла, в боковых вырезках которого при закрытой пасти располагаются нижние «клыки». Наиболее известные виды семейства, самые крупные и опасные для человека, — это нильский (*Crocodylus niloticus*) и гребнистый крокодилы (*C. porosus*). Длина тела последнего может превышать 7 м; кстати, это самый распространённый вид (от Индии до Австралии и островов в юго-западной части Тихого океана), способный преодолеть тысячекилометровую дистанцию в океане.

У представителей семейства Аллигаторовые (Alligatoridae; 8 видов) верхнечелюстная кость расширена и прикрывает сверху вершины нижних зубов. К этому семейству относятся как весьма крупный чёрный кайман (*Caiman niger*, более 6 м), так и самые мелкие — гладколобые кайманы (*Paleosuchus*, менее 1,7 м). Миссисипский аллигатор в северных частях ареала, в умеренной зоне временами вынужден переживать мороз, находясь при этом под поверхностью воды и высовывая ноздри, вмерзающие в ледяную корку. Обитающий в лесах бассейна Амазонки при мелких потоках гладколобый кайман (*P. trigonatus*) своеобразен большой долей в рационе наземных позвоночных.

Существуют ещё два вида высокоспециализированных рыбоядных крокодилов с длинным узким рылом. Это гангский гавиал (*Gavialis gangeticus*; длина тела до 6,5 м) и гавиаловый крокодил (*Tomistoma schlegeli*), которого нередко присоединяют к первому в составе семейства Гавиаловые (Gavialidae).

Существованию крокодилов угрожает браконьерская охота ради мяса и шкур, хотя разведение некоторых видов на фермах и строгие охранные меры дают положительный эффект и приводят к небольшому росту популяций миссисипского аллигатора в США и нильского крокодила в некоторых национальных парках Африки.

Эволюционная история рептилий

Среди множества лабиринтодонтов карбона существовала группа водных рыбоядных хищников, у которых парные конечности были ещё достаточно слабыми и, вероятно, сохранялось жаберное дыхание. Существовала и ушная вырезка, и щель между щёчными окостенениями и теменными покровными элементами черепа (см. с. 233), т. е. по целому ряду признаков эта группа лабиринтодонтов, которую назвали антракозаврами (Anthracosauria), оставалась весьма примитивной.

Но у антракозавров уже проявились признаки, которые сближают их с будущими рептилиями, за что они были названы также батрахозаврами (Batrachosauria), буквально — «лягушкоящерами». Это, прежде всего, в корне иное устройство тел позвонков — вместо рахитомного варианта (см. рис. 115, *Б*), характерного для темноспондильных амфибий (при котором хорда не замещена телами позвонков, а лишь бронирована косоугольными костными пластинками), сформировался эмболомерный тип (см. рис. 115, *Г*), с цилиндрическими телами позвонков, причём каждое состояло из двух шайб — гипоцентра (*2*) и плевроцентра (*3*). Позднее в ряду рептилиоморф наступила редукция передней шайбы в пользу усиления задней, к которой приросла невральная дуга (*1*). Такое состояние осевого скелета было характерно для нижнепермских сеймурий (*Seymouria*; см. рис. 115, *Д*; рис. 138, *1*). У этих довольно крупных животных (длина тела 80 см) присутствова-

ли как явно амфибийные, так и настоящие рептилийные признаки. В частности, у сеймурий укрепились пояса конечностей, а фаланговая формула приобрела типичный для рептилий вид: 2, 3, 4, 5, 3 (4). Судя по необычной для амфибий форме головы, более высокой и узкой, они не использовали ротоглоточную полость в качестве насоса при гулярном дыхании, а обладали характерным для амниот рёберным дыханием, позволявшим использовать лёгкие с максимальной эффективностью. Этим предполагается их отказ от кожного дыхания и сильное ороговение кожи (см. рис. 119), защищающее от потерь влаги на испарение. Два первых шейных позвонка сеймурии преобразовались в атлант и эпистрофей, и череп получил более свободную подвижность относительно посткраниального скелета, чем у типичных амфибий. Однако у сеймурий обнаружены и амфибийные признаки, такие как ушная вырезка, лабиринтовые зубы на сошниках и нёбных костях и, главное, странные отпечатки позади черепа (возможно, остатки наружных жабр) и каналы боковой линии на костях черепа у мелких особей. Эти данные заставляют полагать, что сеймурии ещё были тесно связаны с водной средой, проходили в индивидуальном развитии стадию водной личинки и метаморфоз, т. е. оставались анамниями. Да и по своему абсолютному возрасту (ранняя пермь) сеймурии опаздывают к началу обособления амниот, поскольку первое ископаемое амниотическое яйцо было обнаружено уже в верхнем карбоне.

Обычно считалось, что эту задачу решили пермские котилозавры (Cotylosauria), настоящие рептилии. Покровные кости черепа котилозавров образовывали сплошной панцирь, как у сеймурий, но у них исчезли такие амфибийные признаки, как ушная вырезка. Барабанная перепонка заняла типичное для рептилий положение — за квадратной костью, а стремя (stapes), соответственно, получило ориентацию в вентролатеральном направлении. Правда, нередко, особенно у карбоновых протороТиридид (см. далее), оно было довольно массивным и дополнительно крепило щёчные кости к мозговой капсуле, в чём можно видеть следы гиостилии.

Морфологически котилозавры достаточно чётко разделялись на две группы — капториноморфы (Captorhinomorpha) и диадектоморфы (Diadectomorpha), первые из которых были хищными формами, а вторые — растительноядными. В недавнее время обнаружены хорошо сохранившиеся остатки значительно более древних существ, живших в карбоне. Они обладали хорошо окостеневшим скелетом, и признаны рептилиями. Во-первых, это мелкие представители близкой к капториноморфам группы протороТиридид (Protorothyrididae) из так называемой джоггинской фауны (средний карбон) — *Hylonomus* (рис. 137, *1*) и *Palaeothyris*, во-вторых, древнейшие пеликозавры того же возраста, наконец, вызвавшая сенсацию форма из нижнего карбона с непонятными родственными связями, — *Westlothiana*.

В составе класса рептилий усматривают несколько параллельно развивавшихся ветвей (рис. 138), претендующие на статус самостоятельных классов. Это черепахи, которых вместе с частью котилозавров выделяют в класс парарептилий, тероморфы, или синапсиды, и эврептилии (т. е. настоящие рептилии).

Капториноморфы были генерализованной (т. е. неспециализированной) группой со сплошным покровом накладных окостенений головы (стегальным черепом). Однако обитание в наземных условиях и питание наземной добычей требовало усиления жевательной мускулатуры, которой был необходим дополнительный объём. В одном случае наружные челюстные мышцы приобрели пространственную свободу без образования разрывов в соединениях покровных

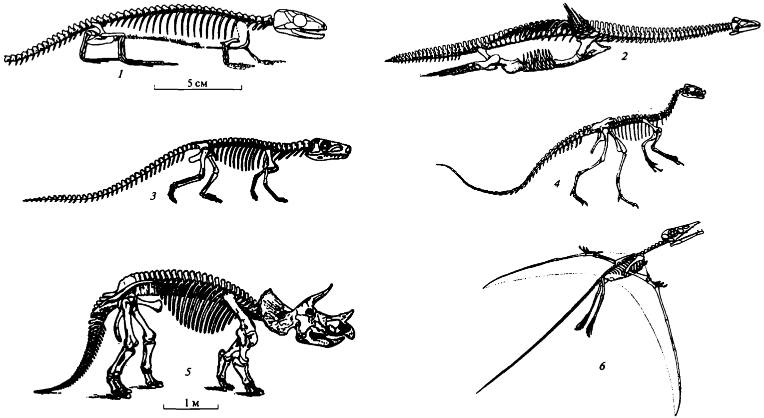


Рис. 137. Морфологические особенности некоторых вымерших рептилий:

1 — ранний (карбоновый) представитель проторотиридид хилономус; *2* — плезиозавр криптоклейдус; *3* — текодонт эупаркерия; *4* — тероподный (ящеротазовый) динозавр орнитолестес; *5* — птицетазовый динозавр трицератопс; *6* — птерозавр диморфодон из рамфоринхов

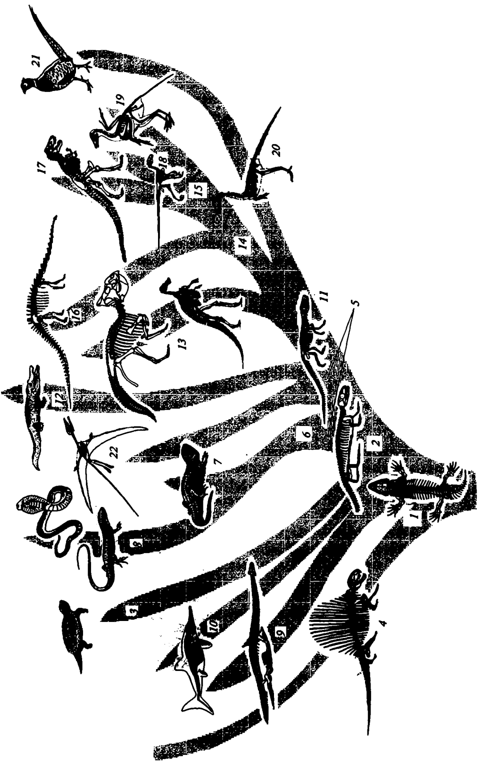

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22

Рис. 138. Схема филогении рептилий. Эволюционные связи между различными группами амниот:

1 — антракозавры, рептилиеподобные амфибии, представитель — сеймурия; *2* — протоaccess ротиридиды, близкие к капториноморфным котилозаврам ранние рептилии, представитель — хилономус; *3* — черепахи; *4* — синапсидные, зверообразные рептилии, родственники и предки млекопитающих, представитель — пеликозавр; *5* — диапсидные рептилии; *6* — представители подкласса лепидозавров; *7* — сфенодонты, современный представитель — гаттерия; *8* — чешуйчатые рептилии, ящерицы и змеи; *9* — завроптеригии — плезиозавры; *10* — ихтиоптеригии — ихтиозавры; *11* — примитивные архозавры — текодонты, представитель — эупаркерия; *12* — крокодилы; *13* — птицетазовые динозавры, представители — гадрозавр и цератопс; *14* — ящеротазовые динозавры; *15* — хищные представители ящеротазовых динозавров — тероподы; *16* — растительноядные динозавры — завроподы, представитель — диплодок; *17* — карнозавры, представитель — тираннозавр; *18* — целюрозавры, представитель — дейноних; *19* — ящерохвостые птицы, представитель — археоптерикс; *20* — предполагаемый предок настоящих (веерохвостых) птиц — протоавис; *21* — современные птицы; *22* — летающие ящеры, изображён представитель рамфоринхов

костей крыши черепа, а просто за счёт их редукции, начиная от заднего края. Такой *бездужный* (*анапсидный*) тип покровного черепа унаследовали черепахи.

Окна между покровными окостенениями головы первыми приобрели синапсиды (см. рис. 122, *В*, рис. 181) — еще в середине карбона. Это была самая ранняя группа амниот, кстати, включавшая и предков млекопитающих. Их эволюция рассматривается в разделе, посвященном этому классу позвоночных.

Чуть позже появились потомки карбоновых котилозавров, у которых образовались два височных окна — верхнее, расположенное латеральнее теменных костей и ограниченное снизу верхней височной дугой из заглазничной и чешуйчатой костей, и боковое височное окно, ограниченное снизу квадратноскуловой и скуловой костями (нижней височной дугой). Это были диапсиды, давшие начало многим мезозойским эволюционным стволам рептилий — сфенодонтам (включая гаттерию), чешуйчатым рептилиям, текодонтам, крокодилам, динозаврам, летающим ящерам.

Именно их вместе с несколькими группами неясного происхождения (плезиозаврами и ихтиозаврами) предлагают включать в самостоятельный класс эврептилий. Традиционная точка зрения распределяет эти группы по четырём подклассам — Завроптеригии (Sauropterygia), Ихтиоптеригии (Ichthyopterygia), Лепидозавры (Lepidosauria) и Архозавры (Archosauria).

К завроптеригиям относятся плезиозавры (Plesiosauria) из юры и мела, своеобразные водные хищники (см. рис. 137, *2*) с укороченным бочкообразным туловищем, заключённым в подобие корзины из многочисленных тонких покровных окостенений (брюшных рёбер) и четырьмя крупными ластами. Длинная змеевидная шея помогала им проворно ловить рыбу, хвост был более коротким. К той же группе относятся и более мощные морские хищники (плиозавры) с относительно короткой шеей и черепом до трёх метров длиной.

Ихтиоптеригии — это жившие в течение всего мезозоя ихтиозавры (Ichthyosauria), живородящие аналоги дельфинов с огромными глазами, длинными челюстями, несущими мелкие зубы, и с обратно-гетероцеркальным (или гипоцеркальным) хвостом, в котором позвоночник был отклонен вниз. Предполагают, что при работе этот плавник создавал усилие, направленное вперёд и вниз, тем самым компенсируя избыточную плавучесть этих животных.

Некоторые пермские диапсиды, подобно капториноморфам, имели следы гиостилии в виде массивного стремени. Но в пермских же отложениях обнаружены остатки ящериц, приобретших надёжную опору квадратной кости на вырост мозговой капсулы; их тонкое стремя могло служить компонентом среднего уха. С триаса известны ринхоцефалы, предки современной гаттерии (*Sphenodon*), организация которой несильно изменилась с тех пор. Змеи появились в мелу.

Архозавры отличались хорошим развитием локомоторной системы, имели предглазничное окно на боковой стороне черепа, зубы в ячейках (текодонтные), хорошо развитое среднее ухо. Появившись в поздней перми, они в триасе уже претерпели первую мощную радиацию. Это были текодонты (Thecodontia; см. рис. 137, *3*), активные и притом быстроногие хищники — четвероногие, похожие на крокодилов, некоторые — с тенденцией к двуногости. В среднем триасе выделилась линия крокодилов (Crocodylia), которая за 200 млн лет своей истории испытала три последовательные радиации (представители двух первых полностью вымерли).

У динозавров (Dinosauria), живших в юре и в мелу, конечности были переведены в парасагиттальную плоскость (задние — повёрнуты коленом вперёд) и тем самым подведены под корпус. Различают весьма многообразную группу хищных и растительноядных ящеротазовых динозавров (Saurischia) и весьма монолитный отряд птицетазовых динозавров (Ornithischia), исключительно растительноядных. Большинство ящеротазовых динозавров — это двуногие хищники из группы теропод (Theropoda, что значит звероногие; см. рис. 137, *4*). Среди них известны гигантские карнозавры, как позднеюрский аллозавр или позднемеловой тираннозавр, и разнообразные сравнительно мелкие формы, условно объединявшиеся ранее под именем целюрозавры. Растительноядными среди ящеротазовых были гигантские четвероногие диплодоки, брахиозавры и их родственники, составляющие группу завропод (Sauropoda, что значит ящероногие). Неясно, могли ли они при своей огромной массе тела передвигаться по суше. Вероятнее всего, они были постоянно погружены в водоёмы, служившие им источником нежного зелёного корма.

Птицетазовые динозавры получили своё общее имя за характерную конфигурацию таза, в котором лобковые кости обращены назад, как у птиц. Предполагают, что такая их позиция отражает общую компоновку корпуса двуногого существа, у которого был сильно увеличен объём кишечника и брюшной полости, как это обычно характерно для растительноядных животных. В соответствии с требованиями баланса массы тела относительно точек опоры брюшная полость птицетазовых динозавров была смещена назад, что и отражено положением костей. Таким образом, данная версия исходит из представления, что ранние представители этого отряда были двуногими. Известны живший со средней юры до конца мезозоя двуногий игуанодон, позднемеловые гадрозавры (утконосые динозавры) и ряд вторично четвероногих форм — позднемеловые рогатые динозавры (цератопсы; см. рис. 137, *5*), живший со средней юры до позднего мела огромный стегозавр, имевший крупные костные гребни на спине и шипы на хвосте. Родственные связи мелового анкилозавра, одетого сплошным панцирем из костных пластин, остаются загадочными.

У летающих ящеров, птерозавров (Pterosauria; см. рис. 137, *6*), крыло было образовано кожной перепонкой, натянутой на мощный IV палец и, таким образом, расположенной позади кисти. Они просуществовали 150 млн лет, начиная с

конца триаса. Птерозавров делят на две группы, более примитивная из которых, рамфоринхи, дожила до конца юры. У них был длинный хвост, но короткие шея и челюсти. Более продвинутые птеродактили, просуществовавшие с поздней юры до конца мела, были крупнее — до 15,5 м в размахе крыльев, обладали коротким хвостом, но длинными челюстями (у некоторых — беззубыми) и длинной шеей.

КЛАСС ПТИЦЫ (AVES)

Характеристика класса

В современной фауне насчитывают свыше 8 600 видов птиц, существенно различающихся между собой по общему габитусу, силуэту, форме клюва и конечностей, окраске, характеру оперения, поведению, манере полёта. Широко варьируют и размеры птиц: от гигантских самцов африканского страуса, высота которых достигает 2,5 м, а масса — 90 кг, до миниатюрных колибри, размеры которых не превышают 2—3 см при массе 2,54 г. Однако хотя птицы и демонстрируют весьма обширную панораму приспособлений к различным условиям обитания, среди них нет столь высокоспециализированных представителей, как, например, китообразные среди млекопитающих, или видов, приспособленных к подземному существованию подобно кротам или слепышам, хотя среди птиц многие виды способны укрываться и выводить потомство в самостоятельно вырытых норах.

Птицы, несомненно, произошли от рептилий группы завропсид, притом диапсидных и по многим чертам своей общей организации сохраняют с ними глубокое сходство. Из современных рептилий у птиц особенно много общего с крокодилами, представителями подкласса архозавров. Они могли бы даже претендовать на место в системе этой группы, если бы не выделялись столь резко своим высоким уровнем метаболизма, перьевым покровом и самобытной адаптацией к полёту.

Подобно современным рептилиям, птицы обладают сухой кожей, немногие присущие им кожные железы выделяют не водные растворы, а жироподобные вещества. Их череп также принадлежит к исходно диапсидному типу, для них характерны единственный затылочный мыщелок, интеркарпальное и интертарзальное сочленения в конечностях. Точно так же правая дуга аорты несёт у них артериальную кровь. Много общего с рептилиями наблюдается у птиц в строении мочеполовой системы и в протекании процесса эмбрионального развития.

Важное проявление высокой общей организации птиц состоит в их гомойотермности, способности поддерживать постоянную и при том высокую температуру тела. Эта способность представляет собой эффективную универсальную адаптацию, которая делает птиц менее зависимыми от температурных условий внешней среды, позволяет поддерживать интенсивный метаболизм и располагать на этой основе высокой энергией жизнедеятельности (развивать высокую механическую мощность). Наконец, поддержание постоянного температурного градиента с внешней средой помогает птицам рассеивать избыточное тепло, неизбежно выделяемое мышцами при интенсивной физической работе. Важнейшие условия интенсивного метаболизма — это полное разделение кругов кровообращения, до-

стигнутое благодаря четырёхкамерному сердцу и исчезновению левой дуги аорты, а также совершенство дыхательной системы, способной более эффективно извлекать кислород из воздуха. Наконец, ещё одно средство поддержания постоянной температуры тела составляет теплоизолирующий покров, образованный оперением.

Другая сторона высокого уровня организации — это способность к сложному поведению и точной ориентации. Она обеспечена в том числе исключительным совершенством органов зрения и слуха. В этом плане показательно, что птицы — это один из двух классов современных позвоночных (наряду с хрящевыми рыбами), в котором нет слепых форм. Второй источник указанных преимуществ — относительно крупные размеры и высокий уровень организации головного мозга, особенно нескольких его отделов. Прежде всего, это крупный мозжечок, ответственный за качество координации движений, затем зрительные доли среднего мозга и, наконец, конечный мозг, в котором особого уровня дифференциации достигают гипертрофированные ядра и корковые структуры полосатых тел, расположенных под боковыми желудочками.

На очерченной выше продвинутой морфофизиологической основе сформированы у птиц адаптации к полёту, наложившие глубочайший отпечаток на всю конструкцию тела. Отсутствие способности к полёту у некоторых видов или групп птиц (пингвины, бескилевые) рассматривается как вторичное (сравнительно недавно возникшее) свойство и притом как очевидное исключение, поскольку основное эволюционное достижение (ключевая адаптация) птиц — это освоение ими воздушного пространства в степени, не доступной больше никому из позвоночных в сколько-нибудь сравнимых показателях. Именно приспособленностью к полёту объясняется существенная структурная унификация птиц.

И главная в этом плане черта организации — это собственно летательный аппарат, включая костно-мускульную часть крыла, формирующие его поверхность маховые перья, специализированный плечевой пояс, крупную грудину с килем, мощную летательную мускулатуру, наконец, специализированные хвостовые позвонки и образованный рулевыми перьями веер хвоста. Важная сторона адаптации к полёту — обтекаемость корпуса, достигаемая с помощью контурного оперения.

Следующее требование, которому удовлетворяет конструкция организма птицы, — это лёгкость. Ради облегчения тела птицам приходится отказываться от многих анатомических или физиологических особенностей. У них произошла замена зубастых челюстей клювом-пинцетом с переносом механической обработки пищи в мускульный желудок, наступила редукция задней кишки, правого яичника у самок, копулятивного аппарата у самцов (за исключением нескольких групп) и т. д. В этом же ряду, вероятно, находится не знающий исключений запрет на живорождение. Облегчению способствует также особо эффективная конструкция скелета, обладающего высокой прочностью при ограниченном количестве костного материала. Она достигается, в частности, за счёт воздухоносных полостей, заполняющих часть трубчатых и ажурных губчатых костей; тело пневматизировано за счёт разветвленной системы лёгочных мешков. Конструктивная экономность некоторых отделов скелета повышена также за счёт их жёсткости. Такой эффект дало устранение швов между костями черепа, прочное соединение, а порой и слияние туловищных позвонков, ещё более высокая жёсткость длинного крестца, сросшегося с подвздошными костями, и т. п. Не последнюю роль в облегчении играет и быстрое освобождение организма птицы от балластных материалов и метаболитов (с этим связано и отсутствие мочевого пузыря).

Узкая специализация передних конечностей компенсируется совершенной адаптацией к двуногому передвижению по твёрдым субстратам и в воде, а также длинной, гибкой S-образной шеей, формирующей вместе с клювом-пинцетом универсальный манипулятор, используемый при кормёжке, чистке оперения, строительстве гнезда и т. д.

Организация птиц

Внешнее строение. Внешние очертания тела птицы в значительной степени формируются оперением, которое делает тело обтекаемым. В частности, у большинства птиц неразличима под перьями конфигурация длинной изогнутой шеи. Клюв образован двумя челюстями — верхней (надклювьем) и нижней (подклювьем). По бокам верхней челюсти открываются ноздри, чаще всего на заднем рубеже её рогового покрова, иногда — уже в области мягкой кожи (восковицы), покрывающей основание надклювья, как, например, у соколообразных птиц. Каждый глаз имеет верхнее и нижнее веки, а также голое полупрозрачное третье веко (мигательную перепонку), которым птица способна быстро задергивать роговицу спереди назад. Позади глаза располагается ушное отверстие, прикрытое специализированными перьями. В глубине его натянута барабанная перепонка. Хвост сильно укорочен и у большинства птиц едва выделен на заднем конце туловища, но он достаточно прочен и несет веер крупных рулевых перьев, эффективно взаимодействующих с воздушным потоком в полёте. В основе крыла лежит трёхзвенная Z-образная передняя конечность, слегка согнутая даже в расправленном крыле. Глубокую выемку между плечом и предплечьем впереди от локтевого сустава заполняет треугольная складка кожи (так называемый пропатагиум; рис. 139, *6*; см. рис. 144, *1*), укреплённая проходящими в ней сухожилиями и мышцами. Несущую поверхность крыла образуют преимущественно прочные маховые перья. Задние конечности, глубоко адаптированные для передвижения птиц по твёрдому субстрату (реже — по воде или под водой), также трёхзвенны и Z-образны. Замечательны они тем, что обращены коленным сгибом вперёд, а не вбок, как у ящериц, расположены в вертикальной продольной (парасагиттальной) плоскости, так что точка опоры подведена под туловище. При этом бедро прикрыто кожей туловища, а коленный сустав располагается на уровне задней части грудной клетки, прилегая снаружи к рёбрам. Тазобедренный сустав приближен к поверхности спины, и туловище свисает между задними конечностями. Часть стопы превращена в тонкую и длинную палочковидную цевку, которая у большинства птиц не оперена, а покрыта гладкой чешуйчатой кожей, напоминающей кожу рептилий. Пальцев стопы всего четыре, из которых первый (внутренний) обращён назад, остальные — вперёд (у некоторых птиц пальцы частично редуцированы или расположены иначе).

Кожные покровы. Кожа птиц покрыта перьями — сложными, полностью ороговевшими производными чешуй, между которыми она тонка и защищена снаружи мягким слоем ороговевших клеток эпидермиса. У большинства птиц перья занимают своими основаниями на коже ограниченные участки, чаще всего в виде полос — птерилий, между которыми остаются широкие свободные промежутки, аптерии. Такое расположение способствует подвижности перьев и помогает управлять ими, для чего кожа снабжена мелкими гладкими мышцами.

Некоторые участки кожи покрыты более толстым роговым слоем, как кожа на цевке большинства птиц, когти на пальцах стопы и твёрдый покров клюва — рамфотека. Сверху на хвосте располагается копчиковая сальная железа (рис. 139, *11*), единственное крупное железистое образование у птиц. Её секрет, который птицы распределяют по оперению клювом при чистке, выполняет две важные задачи. Во-первых, это пластификатор кератина, поддерживающий его эластичность и тем самым физические свойства оперения. Во-вторых, это исходный продукт для синтеза витамина D, который должен быть предварительно облучен ультрафиолетом солнца. Такой способ активации жира необходим для птиц, поскольку практически вся поверхность кожи у них затенена. При чистке пера клювом они не только наносят на него свежие порции жира, но и собирают уже облучённый. Для защиты оперения от намокания очень важна его нормальная микроструктура. Вдавливаясь в ячейки образованной перьями микроскопической решётки, поверхностная плёнка окружающей воды даже при хорошем смачивании поверхности каждого рогового элемента образует выпуклые по направлению к поверхности кожи мениски (а не вогнутые, как в стеклянных капиллярах), которые поэтому не втягивают, а выталкивают воду.

Перья. Детали строения пера (penna) в общих чертах удобно рассмотреть на примере крупного махового (рис. 140). Основу пера образует ствол, к большей части которого до самой вершины прикреплены опахала (рис. 140, *1*, *7*). *Маховые перья* несимметричны — внутреннее опахало шире наружного. Участок ствола между опахалами заполнен губчатой роговой массой — это стержень (*2*),

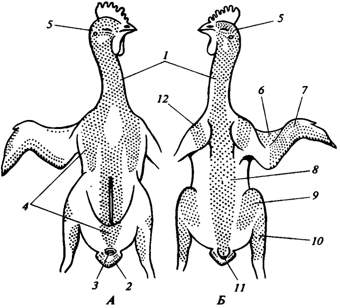


Рис. 139. Расположение птерилий на коже домашней курицы. Вид с брюха (*А*) и со спины (*Б*):

1 — шейная птерилия; *2* — хвостовая птерилия; *3* — птерилия клоаки; *4* — грудная птерилия; *5* — головная птерилия; *6* — передняя кожная складка крыла (пропатагиум); *7* — крыловая птерилия; *8* — спинная птерилия; *9* — бедренная птерилия; *10* — голенная птерилия; *11* — копчиковая железа; *12* — плечевая птерилия

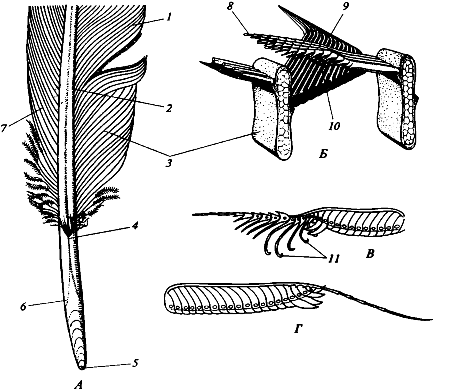


Рис. 140. Строение пера птицы:

А — основание махового пера; *Б* — схема строения опахала — зона взаимного налегания и зацепления бородок второго порядка в промежутке двух бородок первого порядка; *В* — бородка второго порядка, обращённая к вершине пера (дистальная); *Г* — бородка второго порядка, обращённая к основанию пера (проксимальная); на *В* и *Г* показаны контуры отдельных ороговевших клеток и округлых полостей, оставшихся на месте ядер; *1* — внутреннее опахало; *2* — стержень пера; *3* — бородка первого порядка; *4* — верхний пупок; *5* — нижний пупок; *6* — очин; *7* — наружное опахало; *8* — дистальная бородка второго порядка; *9* — проксимальная бородка второго порядка; *10* — зона зацеплений; *11* — крючочки

а его свободное от опахал полое основание — очин (*6*; когда-то на гусином пере именно его «чинили» перочинным ножом для письма чернилами). Внутри очина вдоль него тянется так называемая душка пера, тонкий и прозрачный членистый стебелёк, ороговевший остаток мезодермального сосочка, питавшего перо в период его развития. Каждое опахало образовано длинным рядом параллельных роговых пластинок, напоминающих зубья расчески, но идущих под углом к стержню. Это так называемые бородки первого порядка (рис. 140, *3*); они расширены перпендикулярно плоскости опахала и тем самым укреплены против отгибания под нагрузкой. Каждая из них, в свою очередь, напоминает маленькое перо, поскольку несёт два ряда тонких роговых пластинок — бородок второго порядка (или бородочек). Последние перекрещиваются в промежутках между бородками первого порядка, формируя микрорешётку. И каждое пересечение решетки укреплено, поскольку дистальные бородочки (рис. 140, *8*, обращённые к вершине пера) снабжены крючочками (рис. 140, *11*), которые зацепляются за

гладкие проксимальные бородочки (рис. 140, *9*). Если эти зацепления в каком-то месте нарушились, они легко восстанавливаются при чистке перьев птицей, пропускающей их между челюстями.

Категории перьев. Контурные перья в большинстве своём симметричны и более мелки, чем маховые, — это самая массовая и заметная категория перьев. Правда, к ней относятся и некоторые более редкие или даже уникальные, в том числе украшающие, перья, например в надхвостье обыкновенного павлина.

Пуховые перья характерны тем, что их бородки первого порядка мягки, а бородочки лишены крючочков и не способны формировать целостное опахало.

Пух отличается от пухового пера тем, что ствол у него крайне укорочен и целиком представлен только очином, вершина которого несёт венчик бородок первого порядка.

Нитевидные перья и *щетинки* представляют собой перья, утратившие опахала. Нитевидные перья — это осязательные образования, рассеянные внутри оперения датчики положения других перьев, а также внешних прикосновений. Щетинки при основании клюва и перед глазом также чувствительны к прикосновениям, но у воздушных охотников на насекомых они в качестве экрана защищают глаза от удара, а у некоторых фруктоядных птиц оперение головы — от загрязнения сочной мякотью плодов.

Наиболее типичные из перьев, формирующие поверхность тела, относятся к контурным. Важные для полёта и у большинства птиц наиболее крупные — это маховые перья, образующие большую часть поверхности крыла, и рулевые, из которых состоит веер хвоста. Первостепенные маховые принадлежат кистевому отделу крыла (см. рис. 144, *4*), второстепенные маховые расположены в области предплечья (*5*). На верхней стороне основания плеча крепятся третьестепенные маховые, или плечевые, перья (*6*), прикрывающие подмышечный промежуток. На свободном первом пальце крыла сидят несколько небольших перьев, образующих так называемое крылышко (*2*). Среди контурных перьев выделяют также верхние (*3*) и нижние кроющие крыла (*11*) — большие и малые, затем кроющие хвоста и т. д.

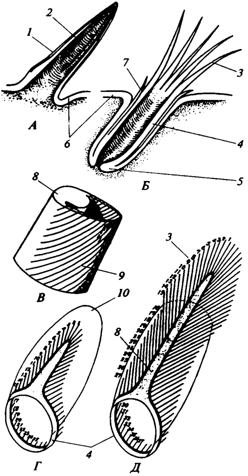
Число контурных перьев широко варьирует. У мелких воробьиных их общее количество не превышает 1 100—2 800, у дятлов и горлиц — 2 000—2 500, у чаек составляет в среднем 6 500, у уток — 12 000, а у лебедей — до 25 000 штук. Суммарная масса перьевого покрова птиц значительна: например, у американского белоголового орлана оперение составляет 14 % от общей массы тела птицы, у синиц — 12 %, а у тяжеловесных пингвинов — всего 3—4 %.

Важно, что перьевой покров сформирован «мёртвыми» покровными образованиями — перьями, которые не требуют для выполнения своих биологических функций дополнительного кровоснабжения. Они не расходуют энергии и не чувствительны к травмам, легко восстанавливают свою целостность при небольших повреждениях, в отличие, например, от летательной перепонки рукокрылых.

Развитие пера начинается со стадий, близких к картине развития кожной чешуи у рептилий. На поверхности кожи формируется бугорок, образованный колпачком из эпидермиса, внутрь которого внедрён мезодермальный сосочек кориума. В дальнейшем колпачок удлиняется, его основание погружается в кожу, и в нём начинается интенсивный процесс деления клеток (пролиферация), продуцирующий всю клеточную массу будущего пера. По форме это основание напоминает цветочный горшок с широким отверстием в дне (рис. 141, *4*). В за-

Рис. 141. Некоторые стадии развития пера:

А, Б — схематическое изображение ранних зачатков на вертикальных срезах кожи; *В* — реконструкция пространственной картины дифференцировки бородок в эпидермальном трубчатом зачатке; *Г, Д* — схема формирования стержня и опахал развивающегося пера в результате склеивания ороговевающих клеток в бородки и разделения их щелями, пробегающими от вершины к основанию зачатка (продольного роста бородок не происходит, клетки размножаются лишь в самом основании общего трубчатого зачатка). Нумерация бородок указывает на последовательность их формирования; *1* — перьевой чехлик; *2* — эпидермальный зачаток бородок; *3* — развернувшаяся часть растущего пера (кисточка); *4* — недифференцированная область трубчатого зачатка; *5* — область размножения клеток; *6* — эпидермис; *7* — край разрушающегося чехлика; *8* — стержень пера; *9* — разделённая на бородки первого порядка стенка эпидермальной трубки; *10* — контур покрытой чехликом части растущего пера (пенька)



полняющем его мезодермальном сосочке усиленно развиваются кровеносные сосуды для питания растущего пера. По мере удаления от дна эпидермального зачатка его клетки (в стенках горшка) дифференцируются, постепенно ороговевают и получают пигменты, синтезируемые пигментными клетками (чаще всего меланоцитами). Дифференциация состоит, прежде всего, в разделении стенок стакана на два слоя. Наружный слой формирует перьевой чехлик (рис. 141, *1*), временно защищающий перо до его полного ороговения — пока оно имеет вид пенька. Клетки более толстого внутреннего слоя (рис. 141, *2*) выстраиваются в ветвящиеся ряды, соответствующие взаимному расположению бородок первого и второго порядков. Постепенно переполняясь кератином, клетки склеиваются между собой, затем, начиная с вершины пера, отмирают и высыхают. Чехлик на вершине пенька разрушается, из него появляется свернутое в трубку перо, которое постепенно разворачивается, сначала образуя кисточку (рис. 141, *3*). Окончание процесса развития знаменуется отпадением последних остатков чехлика. Перо первого поколения — это пух, в котором короткий ствол в форме высокого стакана несет по краю бородки первого порядка в виде перистых стебельков. Если зачаток целиком ороговеет, получится пух взрослой птицы со стволом — очином, напри-

мер, такой, каким морская утка гага (*Somateria mollissima*) и многие другие утки устилают гнездо, выщипывая его из своей груди. Но в зачатке пера, пухового или контурного, край стакана срезан очень косо, он сильно вытянут в направлении вершины пера, как и ободок его края, усаженный бородками. В окончательном виде вытянутый край стакана сворачивается в желобок, его края склеиваются, замыкая вход во внутреннюю полость, и он превращается в стержень. Нижний конец шва склейки остается в виде верхнего пупка пера (см. рис. 140, *4*), а на нижнем конце очина заклеенное отверстие в донышке стакана заметно как нижний пупок (см. рис. 140, *5*). Край исходного зачатка может быть вытянут в двух местах, и тогда образуются два стержня, одинаковых, как у эму (*Dromaius novaehollandiae*), или неравных — основной и побочный, — как у птиц отряда Курообразные.

Окраска перьев. Как и у многих других позвоночных, всю палитру цветов от чёрного до жёлтого производным эпидермиса придаёт пигмент меланин, глыбки которого проникают в закладки развивающегося пера с отростками амёбоидных клеток — меланоцитов. Располагаясь между кератиновыми клетками в бородках первого и второго порядка, они и придают оперению в целом черно-бурую окраску всех возможных оттенков.

В формировании окраски оперения участвуют также жирорастворимые каротиноиды, как зооксантин, обусловливающий лимонно-желтую окраску канареек, оранжевую окраску клюва и лап у кряковых уток, или красный астаксантин, придающий яркую окраску брачному наряду самцов фазанов.

Для африканских турако характерны уникальные пигменты каротиноидного ряда — красный содержащий медь пигмент порфирин и железосодержащий зелёный пигмент тураковердин.

Поскольку накопление в перьях жирорастворимых пигментов-каротиноидов обычно приводит к упрощению микроструктуры пера и потере им исключительных термоизолирующих свойств, оно бывает распространено лишь у тропических птиц. У обитателей же менее комфортных зон окраска чаще создаётся физическими средствами, основанными на дифракции и интерференции света в сложно структурированном матриксе из слоёв кератиновых призм, микропузырьков и микротрубочек. В глазках павлиньих перьев использованы дифракционные решётки в виде более толстых бесцветных слоев кератина, в которых с высокой точностью рассеяны зёрна меланина.

Линька. Перо нуждается в регулярной смене. Это обусловлено и неизбежностью его износа, и его ролью маркёра видовой, возрастной, половой принадлежности каждой птицы, её конкретного социального статуса, не говоря уже о сезонной смене климатических и метеорологических условий. Процесс замены оперения, называемый *линькой*, у многих птиц происходит дважды в год — до и после периода размножения. Старые перья теряют прочную связь с кожей и выпадают, после чего начинается развитие новых. Смена перьев осуществляется в строго определенном порядке, регулируется гормонами гипофиза и щитовидной железы. Приобретение брачного наряда накануне сезона размножения обычно захватывает лишь контурное перо и не касается маховых и рулевых перьев, таким образом оно не снижает способности птиц к полёту. Однако после сезона размножения начинается полная линька, которая захватывает также маховые и рулевые перья; она происходит по определённой схеме, как правило, с поочередной заменой отдельных перьев от проксимальных (ближних к туловищу) к дистальным без заметного ущерба способности линяющих птиц держаться в воздухе. При этом

у мелких птиц, например воробьиных и куликов, линька происходит достаточно быстро. У других, таких как альбатросы, буревестники, олуши, пеликаны и дневные хищники, линька осуществляется медленно и постепенно, продолжаясь, например, у орлов на протяжении всего года.

У водоплавающих (семейства Утиные, Anatidae, отряда Гусеобразные, Anseriformes), закончивших сезон размножения, линька происходит бурно, захватывая одновременно и контурное оперение, и маховые перья, что временно делает этих птиц совершенно неспособными летать. Спасительным убежищем в это время становятся для них заросли надводных растений. Там они укрываются вместе с молодняком до восстановления своих лётных качеств, которое обычно завершается как раз перед началом сезонных миграций.

Скелет. Скелету птиц присуща высокая прочность в сочетании с относительной лёгкостью, позволяющей ему выполнять свою роль весьма эффективно. Он облегчён за счёт существования в некоторых костях воздухоносных полостей (пневматизирован), однако в силу высоких требований прочности составляет не меньшую долю в массе тела, чем у других наземных позвоночных.

Позвоночник устроен у птиц очень своеобразно (рис. 142), позвонки сгруппированы в морфофункциональные отделы иначе, чем у других наземных позвоночных.

Шейный отдел (рис. 142, *33*) длиннее любого из остальных и наиболее подвижен. Он содержит у разных видов от 9 до 25 позвонков. Атлант и эпистрофей близко напоминают соответствующие позвонки рептилий. Этим позвонкам присуща повышенная сгибательно-разгибательная подвижность, вращение же головы, как и у рептилий, без помех осуществляется около единственного затылочного мыщелка, т. е. между черепом и атлантом. Типичный шейный позвонок имеет сравнительно небольшое тело гетероцельного типа (см. далее) и крупную невральную дугу с невысоким остистым отростком. Спереди и сзади она несёт по паре сочленовных отростков, а в стороны от неё выступают поперечные отростки. Шейные рёбра чрезвычайно укорочены и почти на всех позвонках неподвижно прирастают к телам, причём в двух местах (к телу и к отходящему от невральной дуги поперечному отростку), и образуют мостики, под которыми проходят позвоночные артерии. Гетероцельность позвонков сопряжена с приобретённой птицами свободной гибкостью шеи в сагиттальной плоскости. Суставные поверхности тел седловидны, т. е. процельны (вогнуты спереди) при взгляде снизу и опистоцельны (вогнуты сзади), если смотреть сбоку. Эта опистоцельность представляет собой результат согласования важной для птиц гибкости шеи в сагиттальной плоскости с обычной для тетрапод ориентацией суставов между сочленовными отростками соседних позвонков. Благодаря ей суставные щели проходят по касательным к дуговым траекториям позвонков и не мешают их взаимной подвижности. На нескольких задних шейных позвонках (обычно на двух) рёбра укорочены (рис. 142, *29*), но причленены к позвонкам подвижно (в тех же двух точках).

Грудной отдел (рис. 142, *8*) образован позвонками, с которыми связаны грудные рёбра, достигающие грудины и участвующие в формировании грудной клетки. Обсуждаемый отдел позвоночника практически негибок, за редкими исключениями (например, у пингвинов и слабее у буревестников). У некоторых голубеобразных и курообразных птиц несколько грудных позвонков полностью сливаются в спинную кость.

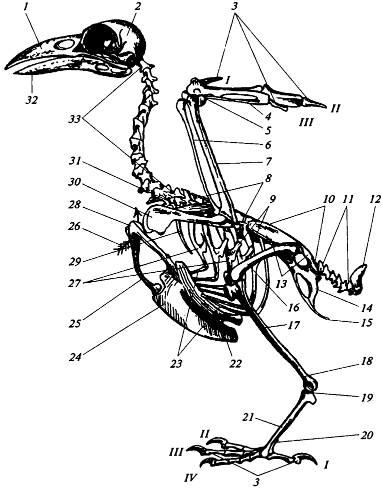


Рис. 142. Скелет вороны. Вид сбоку:

1 — верхняя челюсть; *2* — мозговая капсула; *3* — фаланги пальцев; *4* — пряжка; *5* — область интеркарпального сочленения; *6* — лучевая кость; *7* — локтевая кость; *8* — грудные позвонки; *9* — крючковидные отростки рёбер; *10* — область сложного крестца; *11* — хвостовые позвонки; *12* — пигостиль; *13* — подвздошная кость; *14* — седалищная кость; *15* — лобковая кость; *16* — бедренная кость; *17* — малая берцовая кость; *18* — тибиотарзус; *19* — интертарзальное сочленение; *20* — первая плюсневая кость; *21* — кость цевки; *22* — тело грудины; *23* — грудинные отделы двучленных ребёр; *24* — киль грудины; *25* — вилочка (ключицы); *26* — трехкостный канал; *27* — позвоночные отделы двучленных рёбер; *28* — коракоид; *29* — шейноспинное ребро; *30* — плечевая кость; *31* — лопатка; *32* — нижняя челюсть; *33* — шейные позвонки; *I—IV* — номера пальцев

Грудные рёбра подвижно сочленены с позвонками и с телом грудины. Как и у других амниот, эти рёбра двучленны, состоят из подвижно соединенных отделов — позвоночного (рис. 142, *27*) и грудинного (рис. 142, *23*). Позвоночный отдел крупнее и снабжен крючковидным отростком (рис. 142, *9*), который выступает назад и налегает снаружи на последующее ребро. Грудина (sternum) у птиц — одна из крупнейших костей скелета. Её тело (рис. 142, *22*) обширное, но тонкое и нередко прорезанное крупными затянутыми перепонкой окнами (особенно у голу-

беобразных и курообразных птиц), фактически выходит за рамки грудной клетки и образует значительный участок стенки брюшной полости. Нижнюю сторону тела грудины у птиц с развитыми крыльями (способных к полету, воздушному или подводному, как пингвины) занимает высокий продольный киль (рис. 142, *24*; carina sterni), на котором начинаются две пары главных летательных мышц. Вопреки распространенному мнению, главную роль киля трудно видеть в увеличении площади поверхности для крепления мышц (вспомним об икроножной мышце человека, которая крепится сухожилием на ограниченной поверхности пяточной кости). Скорее он выгораживает для этих мышц необходимое пространство, тем самым обеспечивая их размещение без угрозы сдавливания напряжением слишком выпуклых наружных слоёв (и облегчая их кровоснабжение). Эмбриональные источники тела грудины, как и рёбер, это зачатки миосепт, киль грудины возникает из самостоятельного зачатка.

Движение грудной клетки при вдохе выражается в разгибании двучленных рёбер, при котором позвоночный отдел поворачивается вперёд, а грудина удаляется от позвоночника (см. рис. 149). У ящериц это движение легко выполняется наружными межрёберными мышцами благодаря их опосредованной опоре на шею. Но у птиц такая опора, видимо, несовместима с отмеченной выше ролью шеи. Крючковидные отростки рёбер (см. рис. 149, *9*) позволяют без неё обойтись, открывая путь к иному использованию наружных межрёберных мышц (см. с. 308).

Крестцовый отдел (рис. 142, *10*), позвонки которого соединены с подвздошными костями таза, у птиц невероятно усилен, поскольку вторично (т. е. в порядке новоприобретения) включает более десятка позвонков. Это так называемый сложный крестец (synsacrum), в составе которого традиционно видели один грудной позвонок, все поясничные (примерно *6*), два истинных (первичных) крестцовых и несколько хвостовых. В качестве маркёров истинных крестцовых позвонков принимали их боковые отростки, перекинутые мостиками от их тел к концам поперечных отростков; их считали остатками крестцовых рёбер. Но недавно было показано с опорой на дополнительные маркёры (место отхождения у эмбриона аллантоидных артерий, пояснично-крестцового нервного сплетения, клоаки, лимфатических сердец, а также специфические молекулярно-генетические показатели), что истинному крестцу соответствуют задние две трети сложного крестца (не менее 10 позвонков). Сложный крестец даёт протяжённую срединную опору половинкам таза, укрепляя его как единое целое. Эта опора особо ответственна, поскольку половинки лишены иных связей. Длинные подвздошные кости, приросшие с боков к длинному участку позвоночника, подобно лубкам, дополнительно гарантируют его абсолютную жёсткость.

Хвостовой отдел позвоночника подразделён на два отрезка. Передний — это примерно шесть подвижных позвонков (рис. 142, *11*), а позвонки заднего отрезка (также примерно шесть) слиты в пигостиль (рис. 142, *12*; pygostylus).

Череп птиц (рис. 143) сходен некоторыми чертами с черепом пресмыкающихся, например принадлежностью к диапсидному типу и присутствием единственного затылочного мыщелка. С черепом ящериц он сходен также своей ажурностью и кинетичностью (подвижностью верхней челюсти относительно мозговой капсулы). Но птицы резко отличаются несопоставимо более крупным головным мозгом. По этой причине у птиц мозговая капсула резко выделяется, а остатки панциря либо вошли в её стенки, либо редуцированы. Глазницы у птиц относительно крупнее,

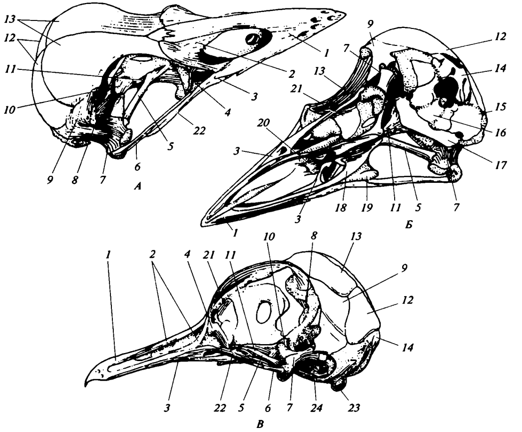


Рис. 143. Строение черепа птиц — на примере птенцов:

А, Б — серая ворона (*Corvus cornix*); *В* — сизый голубь (*Columba livia*); *А* — вид вполоборота сбоку, сверху и спереди; *Б* — вид вполоборота сбоку, снизу и сзади; *В* — вид сбоку;

1 — предчелюстная кость; *2* — носовая кость; *3* — верхнечелюстная кость; *4* — слёзная кость; *5* — крыловидная кость; *6* — квадратноскуловая кость; *7* — квадратная кость; *8* — боковая клиновидная кость; *9* — чешуйчатая кость; *10* — основная клиновидная кость; *11* — рострум парасфеноида; *12* — теменная кость; *13* — лобная кость; *14* — верхнезатылочная кость; *15* — боковая затылочная кость; *16* — основная затылочная кость; *17* — основная височная кость (часть парасфеноида); *18* — нёбная кость; *19* — дополнительная часть нёбной кости (имеющая хрящевой предшественник); *20* — сошник; *21* — срединная обонятельная кость; *22* — скуловая кость; *23* — затылочный мыщелок; *24* — переднеушная кость

чем у большинства рептилий, а тяжелые челюсти с зубами заменены тонким клювом-пинцетом. У взрослых птиц кости черепной коробки сливаются без сохранения границ, что повышает прочность соединений, а потому снижает потребность в материале. При обсуждении характерного для птиц набора окостенений имеется в виду череп птенца. В затылочном отделе развиваются четыре типичные затылочные кости, окружающие затылочное отверстие, — верхняя затылочная (*14*), пара боковых затылочных (*15*) и основная затылочная (*16*), формирующая непарный затылочный мыщелок. В слуховой капсуле развита практически лишь крупная переднеушная кость (рис. 143, *В*, *24*). В передней стенке мозговой капсу-

лы развивается внизу непарная основная клиновидная кость (*10*), иногда (например, у голубей) несущая сбоку и спереди пару так называемых птеригоидных (или базиптеригоидных) отростков (как у ящериц, см. рис. 121, *Б*, *26*), вступающих в скользящее сочленение с крыловидными костями. Выше расположена пара боковых клиновидных костей (*8*). В отличие от современных рептилий у птиц хорошо выражена срединная обонятельная кость (*21*; mesethmoideum), которая формирует тонкую и порой неполную межглазничную перегородку, а впереди утолщена и вместе с крышей черепа предоставляет надёжное основание для длинной верхней челюсти. Нависающих над мозговой капсулой остатков кожного панциря у птиц нет. Крышу черепа образуют парные теменные (*12*), лобные кости (*13*) и отчасти — носовые (*2*). Из окологлазничных костей сохранились только слёзная кость (*4*) перед глазом и палочковидная скуловая (*22*) — под ним. Присутствуют также две щёчные кости — чешуйчатая (*9*), принимающая полноценное участие в формировании стенки черепа (у большинства птиц выходит на его внутреннюю поверхность), и палочковидная квадратноскуловая (*6*), прирастающая сзади к скуловой кости. У птиц уникальным для амниот образом развиты крупные части парасфеноида. Его обширный задний отдел, названный основной височной костью (*17*; basitemporale), прикрывает снизу основную клиновидную кость, а его передним отделом, рострумом (*11*; rostrum parasphenoidale), окантована снизу межглазничная перегородка. Сошник, у некоторых рудиментарный (у голубя), считается у птиц вторично непарным (рис. 143, *Б*, *20*); он подстилает снизу носовые капсулы, а позади прирастает к нёбным костям.

Из частей висцерального черепа первичная верхняя челюсть (наследие нёбноквадратного хряща, кости, возникающие в нём и на нём) включает на каждой стороне всего три кости. Это крупная покровная нёбная кость (*18*), сзади к ней присоединена (почти всегда подвижно) небольшая крыловидная кость (*5*), своим задним концом сочленённая суставом с замещающей квадратной костью (*7*). Последняя, в свою очередь, подвижно сочленена с костями мозговой капсулы — чешуйчатой и переднеушной; она может выполнять качательные движения вперёд и назад. Вторичная верхняя челюсть уникальна у птиц доминирующими размерами вторично непарной предчелюстной кости (*1*) против верхнечелюстной (*3*). В конструкцию верхней челюсти (надклювья), помимо двух упомянутых костей, входит ещё носовая, которая своими двумя отростками (рис. 143, *В*, *2*) охватывает сверху и сзади окно костной ноздри.

В основе *кинетичности черепа* — способности надклювья двигаться вверх и вниз относительно черепной коробки — лежит ограниченность зоны его подвески к черепу. Это только гибкая пластинка в области переносицы, образованная телом носовой кости. Нижняя часть основания надклювья соединена с квадратной костью костным нёбом и скуловой дугой, которые перемещаются продольно, синхронизируя повороты надклювья вверх и вниз с качательными движениями квадратной кости

Куликам, ибисам и журавлям присуща другая форма кинетичности черепа, при которой основание верхней челюсти прорезано длинной продольной щелью ноздри и надклювье носит стебельчатый характер. Благодаря этому оно изгибается вверх и вниз на уровне костной ноздри.

Предполагаемая роль кинетичности двояка. Прежде всего, она делает безопасной деформацию черепа под действием рабочих усилий, обеспечивает амортизацию при случайных ошибках. В силу своей ажурности верхняя челюсть не

может пассивно сопротивляться необходимым для сжимания добычи усилиям, не уступая, и достигает повышенной жёсткости за счёт напряжения челюстных мышц. Но координация мышечных сокращений всегда чревата ошибками, вызывающими кратковременные неуравновешенные нагрузки черепа. Другой аспект биологической роли кинетичности проявляется при более значительных амплитудах движений надклювья, дающих возможность манипуляции объектом, будь то собственные перья (при чистке), гнездовой материал или добыча.

Разнообразие конфигурации черепа птиц ещё в середине XIX в. дало исследователям повод для разработки классификации типов нёба, в которых надеялись найти ключевые критерии для систематики класса. Эти ожидания в целом не подтвердились, но сделанное позже уточнение позволило нащупать действительно важное различие. У сравнительно немногих птиц (древненёбных — бескилевых и тинаму), которых считают более архаичными, кости нёба (нёбная и крыловидная) прочно сращены. В связи с этим рамка, образованная первичной верхней челюстью вместе со скуловой дугой, оказывается жёсткой и не допускает деформации, сопутствующей широкому размаху кинетичности, достаточному для манипуляции объектами. Тем самым она ограничивает роль подвижности надклювья лишь амортизацией толчков. Древненёбных птиц (палеогнат) противопоставляют более продвинутому эволюционно большинству таксонов — новонёбным (неогнатам), у которых нёбная и крыловидная кости всегда соединены между собой подвижно.

Нижняя челюсть птиц состоит из тех же костей, что и у рептилий, нет только венечной кости. У многих каждая половинка нижней челюсти чётко поделена на две части гибким участком и способна выгибаться наружу, расширяя вход в глотку. Задний отдел подклювья образован замещающей сочленовной костью, покровными угловой, надугловой и предсочленовной, а передний отрезок, обычно более длинный, — покровными костями, крупной зубной и меньшей пластинчатой. У обладателей гибких половинок челюсти её симфиз тоже бывает гибким. Расширение глотки у многих рыбоядных птиц (как чайки, цапли и т. п.) облегчает проглатывание относительно крупной добычи, активное же распяливание (с усилием) нижней челюсти в воде позволяет подсасывать воду, что необходимо при ловле мелкой добычи.

В среднем ухе у птиц, как и у рептилий, звукопередающая косточка — стремя, производное от гиомандибуляре предков. Пара остатков гиоидов образует скелет стреловидного языка, а остатки копулы трёх висцеральных дуг и первая жаберная дуга в качестве пары рожков обеспечивают для него подвижную основу, подвешенную на мышцах.

Плечевой пояс (см. рис. 142) образован двумя замещающими костями — лопаткой и коракоидом — и покровной костью ключицей. Прочный и длинный коракоид (*28*) подвижно сочленён с грудиной, как и у ящериц, но расположен не сбоку, а впереди от неё, тем самым формируя длинную и прочную основу для размещения главных летательных мышц. Из-за большой длины коракоида плечевой сустав выдвинут далеко вперёд, располагаясь сбоку от основания шеи. Лопатка (*31*), поскольку для её размещения нет места над коракоидом, приобрела саблевидную форму и тянется над рёбрами параллельно позвоночнику. У летающих птиц она соединена с коракоидом подвижно при помощи эластичной хрящевой прослойки. Обе кости совместно участвуют в образовании плечевого сустава, но размах движений крыла настолько широк, что они формируют не ямку, а седловидную вырезку, по поверхности которой перекатывается головка плечевой кости,

подвешенной на мощной связке впереди от сустава. Особый отросток коракоида соприкасается с ключицей, вместе с ней и лопаткой он замыкает так называемый трёхкостный канал (*26*). По нему сухожилие надкоракоидной мышцы переходит на спинную сторону сустава, где оканчивается сверху на головке плечевой кости. Упомянутый отросток коракоида выполняет роль блока для сухожилия этой мышцы и позволяет ей, хотя она идет от грудины, т. е. снизу, выполнять взмах крыла вверх. Тонкие выгнутые ключицы (*25*) служат местом крепления передней части грудной мышцы, которая могла бы повернуть каждую около продольной оси, но ключицы эффективно укреплены за счет взаимного сращения с образованием вилочки (furcula).

Крупный и прочный плечевой пояс, который вместе с грудиной охватывает грудную клетку снизу и сверху, мог бы сковывать её дыхательные движения, к чему птицы должны быть особенно чувствительны в силу высокой интенсивности их метаболизма. Но плечевой пояс одновременно и прочен, и податлив, что предотвращает такую опасность. Так, коракоиды соединены подвижно и с грудиной, и с лопаткой, а ключицы почти у всех птиц (кроме журавлей) отделены от киля грудины.

Передняя конечность в целом согласно общей для тетрапод схеме подразделяется на плечо, предплечье и кисть. У летающих птиц толстая плечевая кость (рис. 142, *30*) образует трубку, чаще всего заполненную воздухом. В предплечье локтевая кость (*7*) немного толще лучевой (*6*) и несёт по наружному краю бугорки в точках крепления второстепенных маховых перьев. Кисть отчасти редуцирована. Запястье подразделено интеркарпальным суставом (*5*), две его проксимальные косточки малоподвижны относительно предплечья. Дистальные кости запястья срослись с тремя костями пясти в единый крупный элемент — запястно-пястную кость, или пряжку (*4*; carpometacarpus). Имеются всего три пальца (*3*), вероятнее всего *I*, *II* и *III*. В *I*, подвижном пальце, несущем группу небольших жёстких перьев («крылышко»), обычно имеется лишь одна фаланга, во *II* — две, в *III* — одна. У гусей и некоторых других птиц на *I* и *II* пальцах имеются ещё когтевые фаланги. В этом случае общее количество фаланг в них таково же, как у ящериц, — соответственно две и три.

Суставы крыла — как локтевой, так и интеркарпальный — допускают сгибательно-разгибательные движения только в плоскости развернутого крыла. Высокие нагрузки, соизмеримые с весом тела птицы, падают на связочный аппарат этих суставов, мускулатура же в пределах крыла невелика, она контролирует движения, связанные с его расправлением и складыванием.

Тазовый пояс образован у птиц тремя типичными костями — подвздошной, лобковой и седалищной. Они совместно формируют вертлужную впадину, сквозную, как и у большинства архозавров (динозавров, крокодилов и т. п.). Главной особенностью своего таза птицы обязаны адаптации к размножению путем откладки яиц. Брюшная полость птиц уменьшена, а яйца, наоборот, увеличены — как за счёт количества желтка (повышающего выживаемость птенцов), так и за счёт добавления белка (запаса воды). В результате совместного влияния этих факторов таз птиц стал открытым, взаимная связь его половинок в области симфиза разорвалась. После этого устойчивость каждой половинки таза, особенно актуальная для двуногих существ, зависит только от прочности крестцового сочленения. Она повышена у птиц благодаря длине как подвздошных костей (см. рис. 142, *13*), так и зоны позвоночника (сложного крестца), с которой это сочленение установлено.

Седалищная кость (*14*), где крепятся сильные мышцы задней конечности, у большинства птиц прочно сращена с подвздошной. Лобковая же кость (*15*) тянется тонким стебельком назад вдоль нижнего края седалищной кости и сращена с ней только на коротком участке. На ней практически не начинаются мышцы задней конечности, но от неё идут тонкие листовидные мышцы брюшного пресса — мускульная стенка тела. По-видимому, именно с этой стенкой связано характерное для птичьего таза отклонение лобковой кости назад: оно обеспечивало необходимое смещение назад брюшного пресса, теснимого спереди разраставшимся телом грудины. При взгляде сбоку на скелет птицы (см. рис. 141) становится ясно, что обычная для рептилий позиция лобковой кости (направленной вниз и вперед) несовместима с существующим положением и размерами грудины.

Задняя конечность, как и у нижестоящих тетрапод (амфибий и рептилий), построена из трёх отделов — бедра, голени и стопы. Но у птиц она расположена в другой, парасагиттальной плоскости, параллельной по отношению к срединной, опирающиеся на грунт пальцы подведены под тело. К тому же часть стопы преобразована в палочковидный элемент (кость цевки), отчего конечность приобрела Z-образную конфигурацию. Верхний (проксимальный) конец бедренной кости (*16*) в связи с парасагиттальным положением конечности имеет Г-образную форму; ее головка, входящая в вертлужную впадину таза, обращена внутрь и располагается на короткой шейке. К нижнему концу большой берцовой кости приросли проксимальные косточки предплюсны, разделённой интертарзальным сочленением (*19*). В результате образовалась комплексная кость — тибиотарзус (*18*; tibiotarsus). Малая берцовая кость (*17*), подвешенная на связках сбоку к тибиотарзусу, сильно редуцирована и внизу оканчивается тонким шильцем, не достигая интертарзального сустава. Но её проксимальный конец участвует в формировании коленного сустава, скользя по специальному желобку на конце бедренной кости. Кости плюсны частично редуцировались, но три из них (*II—IV*) срослись между собой и с дистальными косточками предплюсны в палочковидную кость цевки (*21*; tarsometatarsus). Пальцев в стопе у большинства птиц четыре, и все с разным числом фаланг (2—5), как *I—IV* пальцы в стопе ящериц, что позволяет судить о нумерации пальцев. *I* палец, образованный двумя фалангами, обычно обращен назад и таким образом противопоставлен остальным трём (*II—IV*) пальцам. Несущая его первая кость плюсны (*20*) очень коротка и прикреплена подвижно к задней стороне её дистального конца, отражая способ поворота пальца, осуществившегося у предка.

Мышечная система. Осевая мускулатура — наследие миомеров — сохраняет первичную сегментацию только в области грудной клетки в виде межрёберных мышц. Особенно сильно преобразована примитивная основа мышц шеи в связи с её сложными и весьма ответственными движениями. По этой причине дыхательная мускулатура, а именно наружная межрёберная мышца, осуществляющая вдох, не может получить опоры на шее и поворачивает рёбра вперёд путём смещения каждого из них вверх по отношению к предыдущему. Такую возможность создают крючковидные отростки, благодаря которым сегменты упомянутой мышцы ориентированы точно вдоль рёбер. В остальном мускулатура туловища ослаблена — как обслуживающая позвоночник, который практически неподвижен, так и трёхслойная мускулатура брюшной стенки. В мускулатуре конечностей чётко выражена тенденция размещения главных мышечных масс на поясах и относительного облегчения дистальных отделов. В частности, две наиболее крупные мышцы крыла,

контролирующие его движения в плечевом суставе, размещены на грудине и коракоиде. Это опускающая крыло грудная мышца (musculus pectoralis) и поднимающая его надкоракоидная мышца (m. supracoracoideus), чьё сухожилие, как уже указано ранее (см. с. 308), тянется к верхней стороне головки плечевой кости, перекидываясь через отросток коракоида и проходя по трёхкостному каналу.

Полёт птиц. Доминирующая часть площади крыла образована маховыми перьями, асимметрия опахал которых способствует объединению перьев во время взмаха вниз в сплошную пластинку переменной площади. Более широкое и податливое внутреннее опахало (обращенное к туловищу) опирается снизу на стержень соседнего пера. При взмахе вверх щели между перьями могут раскрываться (практически только в области кисти) за счёт отгибания внутренних опахал. Крыло птицы имеет классический аэродинамический профиль (форму поперечного сечения, рис. 144, *Б*). Верхняя сторона крыла выпукла, а нижняя — слегка вогнута. Передняя, утолщенная часть содержит мясистый отдел передней конечности, её кромка закруглена; задняя часть образована маховыми и кроющими перьями, её кромка очень тонка. В полёте при положительном угле атаки (это

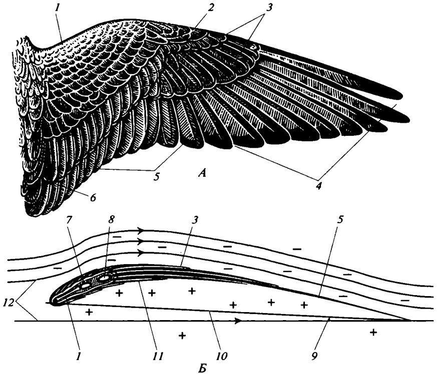


Рис. 144. Устройство птичьего крыла:

А — развёрнутое крыло сокола-сапсана, вид сверху; *Б* — разрез крыла поперёк длинной оси в области предплечья со схематическим показом набегающего в полёте воздушного потока, плюсами и минусами показан перепад давления в потоке, создающий подъёмную силу; *1* — передняя кожная складка крыла (пропатагиум); *2* — крылышко; *3* — верхние кроющие перья; *4* — первостепенные маховые перья; *5* — второстепенные маховые перья; *6* — плечевые перья (третьестепенные маховые); *7* — лучевая кость; *8* — локтевая кость; *9* — угол атаки; *10* — хорда крыла; *11* — нижние кроющие перья; *12* — струи набегающего потока

угол — *9* на рис. 144, *Б* — между хордой крыла — *10* — и направлением полёта) скорость потока (пограничного слоя), обдувающего верхнюю сторону крыла, оказывается выше скорости потока под крылом. Благодаря этому, в соответствии с законом Бернулли, различается и давление воздуха на поверхности крыла: сверху оно ниже, что и порождает подъёмную силу.

С увеличением угла атаки подъёмная сила возрастает, но увеличивается и лобовое сопротивление. При критическом угле атаки (обычно это 4°) в обтекающем крыло потоке воздуха возможна некая катастрофа — отрыв его пограничного слоя от верхней поверхности крыла. В область разрежения над крылом втягивается воздух сзади, нейтрализуя подъёмную силу и порождая гирлянду тормозящих полёт крупных вихрей.

Для наиболее простой формы полёта — планирования с потерей высоты — используется некоторый компромиссный режим, позволяющий расходовать этот запас потенциальной энергии максимально эффективно.

Как показали расчёты и эксперименты, экономный режим планирования достигается в двух вариантах: во-первых, при медленном скольжении на относительно очень обширных крыльях, при их малой удельной весовой нагрузке (0,5 г массы на 1 см^2 поверхности крыльев), во-вторых, при быстром, в условиях вчетверо более высокой удельной нагрузки. Первый вариант характерен для многих крупных птиц, использующих поддержку термиков — тепловых конвекционных потоков воздушных масс над нагретыми участками суши. Это статическое парение грифов, орлов, аистов, пеликанов и др., требующее от птицы способности описывать круги малого радиуса, чтобы удержаться в пределах узкого термика. Второй вариант — это динамическое парение, которое реализуют буревестники и альбатросы. Они используют неравномерность скорости ветра над поверхностью океана, возникающую из-за торможения о волны нижних слоёв воздуха, отдающих им свою энергию. Когда птица скользит с подъёмом против ветра, её полёт, конечно, замедляется относительно воды, но не относительно воздуха, поскольку она попадает в его более высокие и скоростные слои. Так она поднимается примерно до высоты 10 м (пока достаточен прирост скорости ветра с высотой). Затем, используя полученный запас высоты, птица планирует в любом нужном направлении, в том числе и против ветра, но только если достаточно высока скорость скольжения. Поэтому обладателям динамического парения присущи длинные, но узкие крылья и соответственно их высокая удельная нагрузка.

Крылья относительно малой площади и обусловленная ими высокая скорость полета характерны также для ныряющих птиц (например, чистиковых, многих уток) в связи с использованием крыльев для «подводного полёта», а у плавающих со сложенными крыльями (например, поганок) — с необходимостью снижения плавучести (запаса воздуха под крыльями). Узкие длинные крылья выгодны также потому, что уменьшают энергетические потери, связанные с формированием вихрей на концах. Эти вихри возникают вследствие перетекания воздуха около боковой кромки крыла снизу вверх (под влиянием градиента давления). Но у статических парителей, использующих режим полёта с малой удельной нагрузкой, крылья широки. То же относится к лесным птицам, летающим среди препятствий, в том числе и с высокой удельной нагрузкой (яркие примеры — представители отряда Курообразные). У них перетеканию воздуха мешает разрезная вершина крыла, образованная несколькими относительно узкими и растопыренными первостепенными маховыми перьями.

При машущем полёте птица активно создаёт пропульсивную силу (направленную вперёд тягу) при помощи кистевого отдела крыла, используя его в роли пропеллера. Важно, что при взмахе вниз кисть немного перекручивается передней кромкой вниз, уступая подъёмной силе, приложенной позади кистевого сгиба (интеркарпального сустава). От этого вектор подъёмной силы наклоняется вперёд, приобретая, помимо вертикальной составляющей, нейтрализующей вес, также горизонтальную — силу тяги.

Благодаря вертикальному движению опускаемого крыла обтекающий поток набегает на него косо снизу, особенно в области вершины, тем более при малой горизонтальной скорости птицы. В связи с этим угол атаки в этой зоне оказывается слишком большим, и требуются некие дополнительные средства, чтобы избежать отрыва пограничного слоя. Таких средств два. Во-первых, помогает жёсткое крылышко на подвижном первом пальце кисти, действующее аналогично предкрылку самолета. Из-под него вырывается быстрая струя воздуха, которая обдувает верхнюю сторону кисти, сообщая устойчивость пограничному слою. Во-вторых, помогает разрезная вершина крыла, поскольку формирующие её узкие первостепенные маховые к высоким углам атаки не чувствительны.

При машущем полёте дистальные концы крыльев создают ощутимые инерционные нагрузки, компенсируемые либо за счёт укорочения крыла в целом, либо за счёт сужения его дистальных отделов. Относительный вес крыльев достаточно велик (22 % общего веса тела у чёрного грифа, 16 % у галки и до 12,5 % у колибри). Поскольку при увеличении размера крыльев их вес растёт в кубической зависимости, а площадь — в квадратной, возникают определенные ограничения достижению максимального размаха крыльев для всех крупных птиц. Считается, что максимально возможен размах крыльев в 3,5 м, встречающийся у кондоров, альбатросов и пеликанов. Наибольшая масса тела летающих птиц близка к 15 кг.

При взлёте с горизонтальной поверхности длиннокрылые птицы испытывают затруднения по той причине, что для создания необходимой подъёмной силы крыльев требуется достаточно высокая скорость, а первостепенные маховые — основной пропульсивный инструмент крыла — не могут работать в полную силу, так как амплитуда взмахов кисти ограничена близостью субстрата. Поэтому птицам приходится набирать необходимую скорость за счёт длительного разбега (грифы, лебеди), встречного ветра (альбатросы) или падения с присады (кайры из чистиков).

Крайне специализированную разновидность машущего полёта составляет трепещущий полёт. В этом случае используется лишь способность к пропеллированию, при котором сила тяги направляется вверх. Трепещущий полёт позволяет птицам зависать в воздухе на одном месте и медленно перемещаться в различных направлениях. Эта способность особенно развита у колибри, узкие и длинные крылья которых с очень короткой плечевой костью могут перекручиваться в плечевом суставе на 180°, создавая подъёмную силу при движении крыла как вперёд, так и назад (исподом крыла вверх). При частоте взмахов крыльев до 78 циклов в секунду колибри может зависать в воздухе и совершать различные манёвры примерно так же, как это делают современные вертолёты.

Наконец, стремление многих крупных птиц (гусеобразных, журавлей) к упорядоченному построению во время групповых перелётов с образованием клиньев или косых цепочек, как показывают расчёты и эксперименты, позволяет им сокра-

щать энергетические затраты на полёт до 70 % за счёт использования каждым последующим членом стаи вихревых потоков, порождаемых предыдущей птицей.

Нервная система. Головной мозг птиц (рис. 145) обнаруживает яркие черты прогрессивной эволюции. Его относительный объём значительно больше, чем у рептилий. Так, например, у ящерицы с массой тела около 10 г масса мозга не превышает 0,05 г, тогда как у птиц сходного размера мозг не бывает легче 0,5 г. Своей величиной особенно выделяются три отдела мозга.

Во-первых, это мозжечок (*5*), в котором можно различить выступающие по бокам небольшие выросты, так называемые клочки (*6*; flocculi) и сплошное, лишённое желудочка тело с одинаковыми поперечными складками коры, так на-

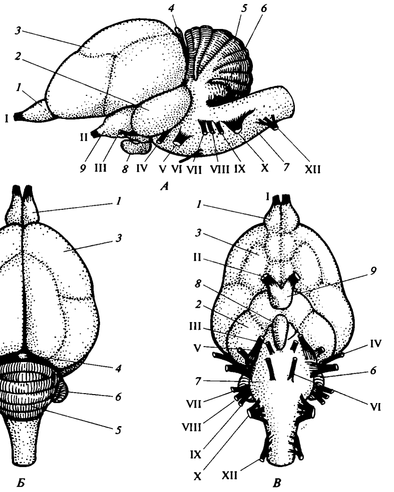


Рис. 145. Головной мозг птицы (домашнего гуся):

А — вид сбоку; *Б* — вид сверху; *В* — вид снизу: *1* — обонятельная луковица; *2* — зрительная доля среднего мозга; *3* — полушарие конечного мозга; *4* — эпифиз; *5* — мозжечок; *6* — «клочок» мозжечка; *7* — продолговатый мозг; *8* — гипофиз; *9* — перекрёст зрительного нерва; I—XII — номера головных нервов

зываемый червь (vermis). Мозжечок суммирует все поступающие в мозг сигналы от вестибулярного аппарата и различных механорецепторов (кожного осязания, мышечного чувства и т. п.), сопоставляет их с посылаемыми к мышцам двигательными командами и направляет в соответствующие центры слабые тормозные сигналы, слегка умеряя используемые мускульные усилия. Мозжечок непрерывно поддерживает согласование новых двигательных команд с достигаемым эффектом.

Во-вторых, значительных размеров достигают зрительные доли среднего мозга (*2*), оттеснённые крупным мозжечком в стороны от средней линии. У птиц, как и у нижестоящих позвоночных, это первая инстанция, куда приходят сигналы от сетчатки глаз. Помимо участия в передаче и обработке сигналов, поступающих от глаз, зрительные доли выполняют некоторые более общие функции по обработке информации, приходящей от других анализаторов.

В-третьих, ещё одна часть мозга, которая выделяется своей величиной, это полушария конечного мозга (*3*), в гипертрофированных и усложненных донных ядрах которых — полосатых телах (corpus striatum) — расположены высшие центры, получающие всю информацию от рецепторов. Они ответственны главным образом за инстинктивное поведение (особенно при размножении, локомоции, пищедобывании и т. д.), а также являются основным координатором деятельности всех отделов головного мозга. Кора полушарий развита у птиц сравнительно слабо. Ещё в большей степени то же относится у большинства птиц к обонятельным луковицам конечного мозга (*1*). Полушария конечного мозга и мозжечок смыкаются над промежуточным мозгом, прикрывая его сверху, так что остаётся виден лишь возвышающийся над его крышей маленький эпифиз (*4*). Гипофиз (*8*) на дне промежуточного мозга развит значительно лучше.

Соотношение разных отделов головного мозга у высших представителей класса существенно отличается от такового у более архаичных видов. Относительный объём полушарий конечного мозга оказывается наименьшим у представителей отряда Куриные, чуть выше этот показатель у куликов и голубей, а самый высокий обнаружен у врановых, дятлов, сов и попугаев. У попугая ара, например, объем полушарий конечного мозга превосходит аналогичный показатель домашней курицы в 8 раз, хотя размеры тела у этих птиц практически одинаковы.

Птицы имеют 11 пар головных нервов; в этот набор входит XII нерв (n. hypoglossus), покидающий череп через отверстия в затылочном отделе, но прототип XI нерва (n. accessorius) выглядит у них лишь как веточка X нерва (n. vagus).

Спинной мозг, как и у других наземных позвоночных, заметно утолщен на участках, посылающих нервы к конечностям (в составе плечевого и пояснично-крестцового сплетений). Но в крестцовой области нервная трубка развернута, приблизительно как это характерно для продолговатого мозга. Здесь сформирован так называемый ромбовидный синус, прикрытый сверху лишь тонкой перепонкой и заполненный жировой тканью со скоплениями гликогена.

Органы чувств. Из органов чувств у птиц лучше всего развиты зрение и слух. Птицы наделены высокоразвитой способностью к цветовому восприятию, что позволяет им широко использовать особенности окраски оперения и голых участков кожи в качестве сигнальных маркёров в разнообразных поведенческих актах.

Слух тоже развит у птиц достаточно хорошо, что вполне соответствует широкому распространению у них звуковой коммуникации. Эти два анализатора играют основную роль в пространственной ориентации птиц, особенно во время полёта.

Органы зрения у большинства птиц можно считать доминирующим органом чувств. У большинства видов, за исключением киви (*Apteryx*), глаза необычайно велики и, например у обыкновенного скворца (*Sturnus*), занимают 15 % объема головы (у человека — 1 %). А глазные яблоки сов и некоторых орлов превосходят таковые человека даже по абсолютным размерам.

Из-за своих крупных размеров глаза птиц обычно малоподвижны. Монокулярное поле зрения у многих птиц достигает 120° (у воробьиных) и даже 145° (у голубя), что в совокупности составляет почти круговую панораму, оставляя у голубя, например, расположенную сзади «мёртвую зону» лишь в 60°. Сектор бинокулярного зрения у таких птиц, напротив, очень невелик и редко превышает 30°. В противовес этому у птиц, активно преследующих свою добычу или ловящих её на лету, сектор монокулярного зрения неширок (90°), поскольку их глаза сдвинуты вперёд ради увеличения поля бинокулярного восприятия (до 60° у сов и дневных хищников).

Практически у всех птиц глазные яблоки имеют грушевидную форму (рис. 146). В них роговица (*1*) и задняя сторона глаза, подстилаемая сетчаткой (*8*), образованы сферическими поверхностями, а переход между ними имеет коническую форму, определяемую костным каркасом — склеральным кольцом — из отдельных взаимно налегающих пластинок (*11*). Возможно, некоторая взаимная подвижность пластинок, изменяя форму глаза, участвует в наводке на фокус, возможно, мышцы радужины уплощают роговицу при своём сокращении, но главный эффект аккомодации создаётся за счёт увеличения выпуклости хрусталика (*13*) расположенным по его экватору ресничным мускулом. При этом у видов, обладающих невысокой остротой зрения (куриные, многие воробьиные, голуби), ширина глаза обычно существенно превосходит его продольный размер, тогда как, например, у орлов и воронов глазные яблоки сильнее вытянуты вдоль оптической оси. Аппарат аккомодации хорошо развит у дневных хищников, но особенно сильно — у ныряющих птиц, позволяя некоторым из них (например, бакланам *Phalacrocorax*) изменять преломляющую способность глаза в пределах 40—50 диоптрий (против 13,5 в молодости у человека). Это важный резерв для компенсации выключения преломляющих свойств полусферической роговицы, которая под водой не работает как граница воздушной и жидкой сред.

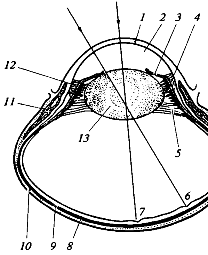


Рис. 146. Горизонтальный срединный разрез через правый глаз дневной хищной птицы (сарыча). Вид сверху:

1 — роговица; *2* — передняя камера глаза; *3* — радужина; *4* — ресничное тело; *5* — задняя зона крепления хрусталика (циннова связка); *6* — височная ямка и оптическая ось бинокулярного зрения; *7* — центральная ямка и соответствующая оптическая ось монокулярного зрения; *8* — ретина; *9* — сосудистая оболочка; *10* — склера; *11* — склеральная костная пластинка; *12* — передняя зона крепления хрусталика; *13* — хрусталик

Сетчатка дневных птиц состоит преимущественно из колбочек, у ночных — в основном из палочек. Высокая разрешающая способность зрения зависит от плотности распределения рецепторных клеток в сетчатке и может составлять у дневных птиц до 120 000 колбочек/мм^2 по всему полю сетчатки и до 1 000 000 колбочек/мм^2 в области центральной ямки (*fovea centralis*), это соответственно в 12 и 5 раз больше, чем у человека. Кроме того, у птиц, пользующихся в равной мере как монокулярным, так и бинокулярным зрением, помимо центральной ямки (*7*) развивается ещё и височная ямка (*6*; fovea temporalis), расположенная ближе к заднему краю сетчатки. Её устройство сходно с таковым центральной ямки, но размеры и плотность упаковки рецепторных клеток обычно уступают аналогичным показателям. Правда, у некоторых птиц, например у стрижей, височная ямка развита очень сильно, тогда как центральная существенно редуцирована. У птиц, обитающих над открытыми пространствами (в степных ландшафтах, над обширными акваториями), центральная ямка часто превращается в растянутую горизонтальную полоску (у серебристой чайки *Larus argentatus*), а то и вовсе в желобок, пересекающий всю сетчатку по горизонтали (у африканского страуса *Struthio camelus*). Такое образование называют *area*.

Острота зрения большинства птиц вполне сравнима с таковой человека, несмотря на более высокую плотность расположения светочувствительных клеток. Так, у мелких воробьиных разрешающая способность зрения в 3 раза ниже, чем у человека, хотя, конечно, у крупных дневных хищников и падальщиков, способных обнаруживать свою добычу на большом расстоянии, острота зрения превосходит таковую человека в 2—3 раза. Однако основное преимущество птичьего зрения состоит в том, что они обладают значительно более широким, чем человек, полем чёткого изображения зрительных образов на сетчатке. У человека эта область резкого изображения локализуется только вокруг центральной ямки и захватывает угол зрения всего около 2,5°. Поэтому человеку приходится постоянно сканировать пространство подвижными глазами, чтобы получить полное изображение. У птиц же с их малоподвижными глазными яблоками и преимущественно монокулярным зрением чёткое изображение одновременно всех объектов, расположенных в пределах очень широкого угла зрения, создаётся уже на сетчатке. Широкий угол обозреваемого пространства позволяет птицам легко оценивать и запоминать взаимные координаты некоторого набора объектов, будь то карта звёздного неба или местности, рассматриваемой «с высоты птичьего полета». Первое играет важную роль при дальних миграциях птиц, помогает им в навигации, а второе — при поисках под снегом сделанных осенью «кладовок», например желудей сойками (*Garrulus*), семян кедровой сосны кедровками (*Nutifraga*) и т.д.

Издавна принято считать, что птицы обладают цветовым зрением, о чем можно судить хотя бы по широкому распространению у них яркой окраски оперения и специальных цветовых маркёров, играющих важную сигнальную роль при внутривидовом общении. Восприятие цвета осуществляется на полихроматической основе, более богатой, чем у человека, имеющего три зрительных колбочковых пигмента (с наибольшей чувствительностью к световым волнам длиной 424, 530 и 560 нм). Птицы имеют четыре отдельных типа колбочек, зоны поглощения которых более равномерно распределены в видимой части спектра и захватывают ближнюю ультрафиолетовую область; максимальная чувствительность их зрительных пигментов находится в области длин волны в 379, 445, 508 и 565 нм. Цветовому анализу очевидно помогают и светофильтры в виде жировых капель с

растворенными каротиноидными пигментами красного, жёлтого или оранжевого цвета, содержащимися в части колбочек у дневных птиц. Глаза сов отличаются рядом особенностей, рассчитанных главным образом на зрительное восприятие в условиях крайне низкой освещенности. Этому способствует крупный размер глаз, широкий зрачок, а также присутствие в сетчатке сов исключительно палочек, заполненных зрительным пурпуром — родопсином. Считается, что глаза сов в 100 раз более чувствительны в условиях низкой освещенности, чем глаза человека.

Слуховая система птиц, построенная по обычному для наземных позвоночных плану, обнаруживает особенно близкое сходство со слуховой системой рептилий, отличаясь, однако, от неё рядом морфологических и функциональных особенностей. В органе слуха у птиц, помимо внутреннего и среднего уха, выражены специализированные структуры, фактически представляющие собой наружное ухо. Это зачаточный наружный слуховой проход (*meatus acusticus*) — более или менее глубокая ниша, дно которой формирует барабанная перепонка, а вход прикрывает тонкая сеть из видоизмененных перьев. У сов по бокам наружного слухового отверстия располагаются две широкие кожные складки, покрытые плотными перьями и отчасти аналогичные слуховым раковинам млекопитающих, поскольку они способны выполнять звукоорганизующие функции.

Звуковые колебания, воспринимаемые барабанной перепонкой и передаваемые стременем на овальное окно внутреннего уха, вызывают компрессионную волну, распространяющуюся по перилимфе улитки. Воспринимаемый птицами частотный диапазон, как правило, существенно уступает таковому большинства млекопитающих и не превышает 9—11 октав (0,3—21 кГц). При этом наиболее низкие пороги слуховой чувствительности редко выходят за пределы 1,5—4,0 кГц. Частоту звука птицы различают примерно с той же точностью, что и человек, т. е. 0,3—0,7 %.

Большинство птиц способны определять направление на источник звука с меньшей точностью, чем человек: ошибка составляет у них 20—25° против 15° у человека. Лишь у сов, способных ловить ночью мелких грызунов вслепую, по шороху и обладающих широкими и асимметрично расположенными наружными ушными складками, точность пассивной локации повышается до 1°. Способность к активной эхолокации описана, по крайней мере, у гнездящихся в пещерах козодоев гуахаро (*Steatornis*) и стрижей-саланган (*Collocalia*). Первые ориентируются в темноте, издавая относительно низкочастотные (6—10 кГц) щелчки, которые учащаются при приближении к препятствию. У стрижей щелчки с частотой заполнения 4—5 кГц излучаются сериями по 20 щелчков в секунду. В целом, точность ориентации в темноте у эхолоцирующих птиц примерно на порядок хуже, чем у летучих мышей.

Звуковая коммуникация играет ключевую роль во внутривидовом и межвидовом общении у птиц. Гортань у птиц, в отличие от других наземных позвоночных, играет скромную роль в производстве звуков, главным инструментом звукоизвлечения у птиц служит аппарат нижней, или певчей, гортани — *syrinx* (рис. 147, *34*), мышцы которой иннервируются веточками подъязычного нерва. Диапазон излучаемых птицами частот, как правило, располагается в пределах 1 — 12 кГц, однако его нижняя граница практически совпадает с верхней частотной границей человеческого голоса (сопрано, 1 500 Гц). Но, пожалуй, основная особенность пения птиц — это их способность модулировать частоту в звуковых посылках со скоростью от 15—17 нот/с (американская овсянка *Melospiza melodia*) до 200 раз в секунду (американский лесной дрозд *Hylocichla mustelina*).

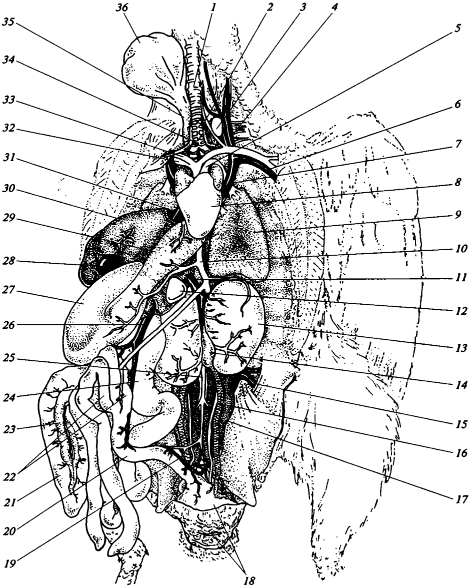


Рис. 147. Внутренние органы самца птицы на примере японского перепела (*Coturnix japonica*). Вид снизу:

1 — трахея; *2* — общая сонная артерия; *3* — щитовидная железа; *4* — ярёмная вена; *5* — лёгочная артерия; *6* — грудные артерия и вена; *7* — левая передняя полая вена; *8* — сердце; *9* — левое лёгкое; *10* — спинная аорта; *11* — общая подвздошная вена; *12* — селезёнка; *13* — семенник; *14* — придаток семенника; *15* — седалищная вена; *16* — семяпровод; *17* — почка; *18* — клоака; *19* — копчиково-брыжеечная вена; *20* — задняя кишка; *21* — двенадцатиперстная кишка; *22* — парная слепая кишка; *23* — поджелудочная железа; *24* — тонкая кишка; *25* — спинная аорта; *26* — воротная вена печени; *27* — мускульный желудок; *28* — жёлчный пузырь; *29* — железистый желудок; *30* — печень; *31* — задняя полая вена; *32* — правая дуга аорты; *33* — левая безымянная артерия; *34* — нижняя (певчая) гортань; *35* — пищевод; *36* — зоб

Принято различать короткие звуковые сигналы — *позывки* — разного назначения (тревожные, территориальные, крики бедствия и т.д.) и *пение*, представляющее собой видоспецифические последовательности звуковых посылок, служащие обычно для привлечения и стимуляции полового партнера, маркировки гнездовой территории и т.д. Акустическая характеристика сигнала определённого назначения может меняться в зависимости от конкретной ситуации.

Ритм повторения песни во многом зависит от фазы репродуктивного сезона, присутствия брачного партнёра или соперника, продолжительности самой песни. Обычно пение является привилегией самца, но у некоторых птиц (например, нашего клеста-еловика *Loxia curvirostra*) самка тоже умеет петь, хотя и не так разнообразно, как самец. У некоторых видов самка участвует в брачных демонстрациях (круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus*, тинаму Tinamiformes и др.) и обладает несложной песней, тогда как насиживающий кладку самец практически не подаёт голоса.

Широко известна способность птиц к имитации чужих песен — пересмешничеству. Так, некоторые камышёвки, скворцы, сорокопуты, сойки, кукши, пересмешки и др. обычно включают в свою песню десятки отдельных элементов песен других видов и даже имитируют случайные звуки антропогенного происхождения (стуки, скрипы и т.п.). Часть видов птиц способны искусно имитировать человеческую речь (попугаи, скворцы, врановые).

Органы обоняния. Обонятельная чувствительность у большинства птиц развита плохо. Только у тех птиц, что собирают корм на субстрате (например, зарянки, дрозды, синицы), экспериментально подтверждена способность находить корм по запаху. Лучше других способен использовать запахи киви (*Apteryx*), который отыскивает свою добычу в грунте, зондируя его клювом с расположенными на его конце ноздрями. Существенной обонятельной чувствительностью обладают также многие голуби и трубконосые, использующие её для навигации в полёте (мелкие трубконосые, качурки, находят гнездовую колонию и свою нору по запаху, поскольку, опасаясь чаек, прилетают туда только по ночам). Наконец, как показали опыты с замаскированными разлагающимися трупами млекопитающих, некоторые виды грифов Нового Света (*Cathartes aura* и *Sarcoramphus papa*) легко отыскивают приманку, руководствуясь исключительно её запахом.

Органы осязания представлены у птиц либо свободными нервными окончаниями, либо специализированными тельцами, в части которых клубки концевых разветвлений нервов окружены с двух сторон особыми клетками, а в остальных заключены в соединительно-тканную капсулу (см. рис. 32, *В*). Особенно многочисленны такие тельца на конце клюва, языка, могут образовывать плотные скопления на лапах. Эти механорецепторы помогают, например, куликам разыскивать в грунте (в частности, на литорали) кормовые объекты, воспринимая производимые ими колебания.

Вкусовые почки, подобные таковым всех других позвоночных, рассеяны у птиц по задней части языка и стенке ротовой полости. Экспериментально показана (на синицах, голубях, перепелах) способность воспринимать обычные вкусовые качества пищи (сладкое, кислое, горькое и солёное) и даже отдавать предпочтение некоторым из них.

Органы пищеварения. Пищеварительная система птиц существенно отличается от таковой большинства типичных наземных позвоночных под влиянием связанных с полётом требований сокращения массы. Мощные челюсти, вооружён-

ные зубами, у типичных птиц заменены клювом с роговым чехлом (рамфотекой), играющим основную роль, прежде всего, в ловком схватывании, ловле добычи, в манипулировании с ней и реже — в её существенной обработке.

Поскольку разрез клюва у птиц, как правило, сильно вытянут назад, их замкнутая ротовая полость обычно невелика. В центре нёба располагается продольная щель, в которую открываются парные хоаны, а в самый задний её участок — слуховые (евстахиевы) трубы. Со дна ротовой полости поднимается стреловидный язык, чаще всего тонкий и жёсткий. Позади него расположена продольная гортанная щель. Роговые кромки клюва могут формировать зубцы — крупные, помогающие удерживать или расчленять добычу (крохали *Mergus*, сорокопуты *Lanius*), или тонкие, формирующие цедильный аппарат (большинство гусеобразных Anseriformes, фламинго Phoenicopteriformes). У некоторых зерноядных птиц утолщенные кромки клюва или центральные бугорки нёбной поверхности позволяют раздавливать даже весьма прочные семена растений. Так, дубонос *Coccothraustes* способен раскалывать клювом косточки вишен, создавая при этом силу давления до 340 ньютонов.

У многих птиц хорошо развиты слюнные железы. Их слизевые (гликопротеиновые) выделения облегчают проглатывание пищи, но нередко выделяют клейкий и вязкий секрет, помогающий «захватывать» при помощи языка мелких насекомых и семена. Птицы могут использовать слюну для формирования на тонких ветвях мелких пищевых комков, запасаемых впрок (американская кукша *Perisoreus canadensis*), склеивания гнездового материала (многие воробьиные птицы Passeriformes) или даже из одной слюны изготавливать гнездовой лоток (стриж-салангана *Collocalia*).

У многих птиц формируется запасающее расширение пищевода — зоб (рис. 147, *36*), накапливающий пищу перед поступлением её в желудок. У курообразных птиц, потребляющих много низкокалорийных, но легко доступных растительных кормов, это позволяет интенсифицировать кормёжку. Голубям такой резервуар позволяет кормиться вдали от мест гнездования, используя для этого благоприятные территории. Зоб голубей особенно интересен тем, что клетки эпителия его стенок в период выкармливания птенцов усиленно размножаются, переполняются питательными веществами (белками и жирами) и отделяются в просвет зоба в виде густой жидкости, которую птица затем отрыгивает в клюв маленьким птенцам. Это и есть «птичье молоко», редчайший для птиц случай секреции искусственного корма. У гоацина (*Opisthocomus*) из Центральной Америки и севера Южной Америки огромный и подразделенный резкими изгибами на три камеры зоб служит бродильной камерой (ферментатором). Здесь масса измельчённых листьев подвергается обработке микроорганизмами, близкими к сбраживающим растительную массу симбионтам жвачных млекопитающих. Эти микроорганизмы расщепляют клетчатку и сами составляют корм, богатый источник белков и витаминов.

Желудок у птиц чётко подразделён на два отдела. Стенки первого из них, простого по форме, пронизаны плотно размещёнными пищеварительными железами. Это железистый желудок (*29*; proventriculus), соответствующий его кардиальному отделу в V-образном желудке акул. В пилорическом отделе характерный кольцевой мускул — сфинктер — у птиц гипертрофирован, отдел превращён в обширную камеру с толстыми стенками из гладкой мускулатуры. Это мускульный желудок (*27*; ventriculus), покрытый изнутри толстой роговой (коилиновой) выстилкой,

продуктом выделения эпителия. При помощи мелких камешков, заглатываемых птицей (гастролитов), мускульный желудок, сокращаясь 2—3 раза в минуту, осуществляет механическую обработку пищи.

Усвоению собранного пищевого материала предшествует его химическое обеззараживание в железистом желудке при кислотности в 2—3 pH, а затем и переваривание его в той же кислой среде наряду с механической обработкой в мускульном желудке. Плотоядным птицам присущ обширный и относительно тонкостенный мускульный желудок. Он не осуществляет механической обработки корма, но пропускает в кишечник только жидкий пищевой материал, а потому служит барьером для неперевариваемых объектов, таких как кости, перья, волосы, чешуи и т. д. В нем формируются так называемые погадки, которые отрыгиваются птицами (особенно, соколообразными и совами) через несколько часов после кормёжки.

Отходящая от мускульного желудка двенадцатиперстная кишка (*21*) характерной петлей охватывает удлиненную поджелудочную железу (*23*). Тонкая кишка (*24*), сильно вытянутая и уложенная петлями, в конце переходит в короткую заднюю кишку (*20*), нередко называемую толстой, или прямой. В месте перехода в заднюю кишку отходит пара симметричных слепых кишок (*22*), которые довольно длинны у курообразных и гусеобразных птиц, но отсутствуют у трубконосых (Procellariiformes), соколообразных (Falconiformes) и едва заметны, например, у голубей. Задняя кишка открывается в присущую всем зауропсидам клоаку (*18*). Её спинная стенка образует у птиц небольшое выпячивание, фабрициеву сумку (bursa Fabricii), часть лимфатической системы, которая характерна для молодых птиц и редуцируется у взрослых. В целом кишечник птиц относительно короток, хотя у зерноядных видов он обычно бывает практически вдвое длиннее, чем у плотоядных.

Объёмистая печень птиц (*30*) выполняет традиционные для позвоночных функции, секретируя жёлчь, синтезируя азотистые метаболиты (у птиц — мочевую кислоту) и участвуя практически во всех процессах обмена веществ в организме. В отличие от жёлчи млекопитающих, по невыясненным пока причинам, жёлчь птиц имеет кислую, а не щелочную реакцию. От печени у птиц, как и у других тетрапод, к двенадцатиперстной кишке тянется жёлчный проток, обычно имеется жёлчный пузырь (*28*; отсутствующий у голубя).

Активность пищеварительной системы птиц исключительно эффективна. Как показали эксперименты, даже твёрдые зёрна овса и пшеницы проходят, например, через кишечник курицы за 2,5—12 ч; славки (*Sylvia*) переваривают ягоды всего за 12 мин, свиристель (*Bombicilla*) — за 16—40 мин, а дрозды (*Turdus*) — за 30 мин. Сходные показатели характерны для хищных видов. Так, сорокопут (*Lanius*) полностью переваривает мышь всего за 3 ч. В среднем, большинство воробьиных птиц тратит на переваривание пищи до 1,5 ч независимо от характера диеты. При этом норма суточного потребления пищи составляет до 30 % от массы тела у мелких видов (королёк *Regulus*; масса 6 г) и около 12 % у более крупных (скворец *Sturnus*; масса 75 г).

Органы дыхания. В дыхательной системе птиц (рис. 148) целиком используется лишь один из двух принципов вентиляции лёгких, отмеченных ранее для рептилий, — овевание губчатых тканей транзитной воздушной струёй.

Гортань птиц (larynx) имеет хрящевой каркас из трёх хрящей, как и у рептилий, — одного перстневидного хряща и пары черпаловидных. Но голосовой

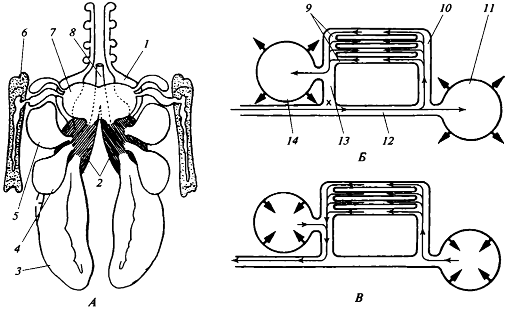


Рис. 148. Особенности дыхательной системы птиц:

А — основные органы дыхательной системы, вид с брюха; *Б*, *В* — упрощенная схема дыхательной системы птиц и процесса вентиляции легких: *Б* — во время вдоха; *В* — во время выдоха; короткими стрелками показаны изменения объёма лёгочных мешков, длинными стрелками — воздушные потоки: *1* — шейный лёгочный мешок (не участвующий в активной вентиляции лёгких); *2* — лёгкие; *3* — брюшной лёгочный мешок; *4* — задний грудной лёгочный мешок; *5* — передний грудной лёгочный мешок; *6* — плечевая кость; *7* — межключичный лёгочный мешок; *8* — трахея; *9* — парабронхи, составляющие объём лёгкого; *10* — дорсальные вторичные бронхи; *11* — задняя группа лёгочных мешков; *12* — главный бронх; *13* — вентральные вторичные бронхи; *14* — передняя группа лёгочных мешков

аппарат расположен не в этой гортани, а на уровне переднего края сердца, в так называемой нижней, или певчей, гортани (syrinx) — там, где армированная сплошными кольцами трахея разветвляется на два главных бронха. Когда специальные мышцы укорачивают начальные отрезки бронхов, перепонки в промежутках между кольцами провисают, вдаваясь в просвет бронха. Они вибрируют под влиянием воздушного потока и придают ему пульсирующий характер, что и порождает звуки.

Лёгкие птиц (см. рис. 147, *9*; рис. 148, *А*, *2*) представляют собой компактные губчатые тела, относительно небольшие и практически нерастяжимые. Они пронизаны насквозь большим количеством парабронхов (рис. 148, *Б*, *9*) — каналов (от 0,5 до 1 мм в диаметре), параллельных продольной оси тела. В их губчатых стенках, где кровеносные капилляры перемежаются с воздушными, и происходит газообмен. Воздушные капилляры очень узки, 3—10 мкм в диаметре, мельче альвеол в лёгких млекопитающих (10—35 мкм в диаметре, см далее). Это эффективно увеличивает поверхность контакта ткани лёгкого с воздухом, но и поверхностное натяжение влажной плёнки, которое препятствует растяжению лёгких. Для птиц такое условие приемлемо, поскольку их лёгкие закреплены на костной рамке. В связи с этим они не способны набирать воздух, а представляют собой сквозную систему,

обдуваемую за счёт внешних образований — не имеющих дыхательного эпителия тонкостенных лёгочных мешков переменного объёма, расположенных в полости тела. Таких мешков семь, и в функциональном плане они распадаются на две группы — три передних (рис. 148, *Б*, *14*) и четыре задних (рис. 148, *А*, *11*). Каждый из двух главных бронхов (*12*) пронизывает лёгкое и открывается в брюшной лёгочный мешок (*3*). По пути от него отходят три веера более мелких ветвей — вторичных бронхов, которые стелятся по поверхности лёгкого. Бронхи нижнего веера (*13*) соединены с передними лёгочными мешками, и в них открываются своими передними концами все парабронхи. В бронхи верхнего (*10*) и бокового вееров, связанных с задними мешками, аналогичным образом открываются задние концы парабронхов.

Акт дыхания. Располагаясь в пространствах между внутренностями, лёгочные мешки растягиваются при увеличении объёма грудной клетки (рис. 149) — когда полусогнутые двухзвенные рёбра слегка разгибаются, отодвигая грудину вниз, дальше от позвоночника, и раздвигая в стороны. Движения крыльев при взмахе не оказывают на перечисленные лёгочные мешки прямого действия, которое могло бы обусловить жёсткое согласование взмаха со вдохом. Частота дыхательных движений, как правило, бывает кратной частоте взмахов крыльями.

При вдохе воздух идёт по главному бронху в задние мешки, но не во вторичные бронхи, ведущие к передним мешкам, поскольку в передней части главного бронха, где они отходят, давление воздуха из-за высокой скорости потока понижено (в соответствии с законом Бернулли). В передние мешки воздух попадает из задней части главного бронха — через задние вторичные бронхи, затем все парабронхи (т. е. сквозь лёгкое) и, наконец, веер передних вторичных бронхов. На выдохе воздух переходит в главный бронх именно по передним бронхам — как из передних мешков, так и из задних, но предварительно пройдя по парабронхам. Таким образом, на протяжении цикла дыхательных движений свежая порция воздуха поступает в лёгкие дважды — как при вдохе, так и при выдохе, причём в обоих случаях проходит по парабронхам по направлению вперёд.

Поскольку воздух движется в лёгких не возвратно-поступательно, как в набирающих лёгких, например, у человека, а по петлеобразной траектории, свежий воздух меньше смешивается с отработанным, и степень извлечения кислорода здесь выше, чем та, что доступна млекопитающим или рептилиям. Возможно поэтому птицы легче адаптируются к условиям больших высот над уровнем моря. Летящих птиц наблюдали на высотах до 9 600 м, тогда как для человека даже по-

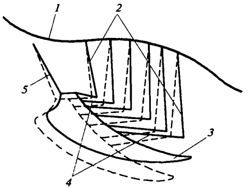


Рис. 149. Экскурсии грудной клетки и плечевого пояса птицы при вентиляции лёгких:

1 — позвоночник; *2* — позвоночные отделы рёбер; *3* — грудина; *4* — грудинные отделы рёбер; *5* — коракоид; положение при вдохе показано пунктиром

сле необходимой высотной акклиматизации на высоте более 6 000 м выполнение серьёзной физической работы затруднено, а выше 8 600 м — невозможно. Другое подтверждение уникально высокой эффективности дыхательной системы птиц можно видеть в том, что они обходятся существенно меньшим объёмом лёгочной ткани, чем млекопитающие. Лёгкие занимают у птиц примерно 2 % общего объёма тела, тогда как, например, у человека эта величина составляет 5 %. В то же время при заполненных воздушных мешках доля вентиляционной системы птиц превышает 20 % от общего объёма тела.

При сто́ль сложной системе каналов в лёгких птицам недоступно их быстрое включение при вылуплении. Например, куриный эмбрион постепенно освобождает бронхи и парабронхи от жидкости, пытаясь дышать сначала из воздушной камеры яйца, а затем наружным воздухом через проделанное им отверстие в скорлупе, и тратит на это до трёх дней.

Кровеносная система. По строению кровеносной системы птицы сохраняют значительное сходства с рептилиями. В то же время её отличает явный структурный и функциональный прогресс, вполне отвечающий характерному для них высокому уровню метаболизма. Венозное и артериальное кровообращение птиц полностью разобщено, а их сердце разделено на правую и левую половины, одна из которых обслуживает лёгочный (малый), а другая — системный (большой) круг кровообращения.

Левый желудочек, который нагнетает артериальную кровь из лёгких в артерии большого круга, имеет более толстые стенки, а более тонкостенный правый желудочек подаёт венозную кровь в лёгкие. На входе из левого предсердия в желудочек (в левом атриовентрикулярном отверстии) обратный ток крови при систоле предотвращается двустворчатым перепончатым клапаном, в правом же атриовентрикулярном отверстии стоит одна толстая створка — так называемый мускульный клапан.

В целом относительная масса сердца связана обратной зависимостью с массой тела птиц, поскольку у мелких видов обмен веществ обычно значительно интенсивнее, чем у крупных видов. Однако в конкретных случаях эта универсальная зависимость подвержена влиянию и многих других факторов. В частности, существенные поправки вносят особенности полёта, связанные, например, с частотой взмахов крыльями. Так, у видов, регулярно использующих парение (падальщики, канюки, коршуны), относительная масса сердца, как правило, не превышает 0,7 % массы тела, тогда как у активных охотников — соколов и ястребов — эта величина не бывает ниже 1,2 %. У птиц, обитающих в условиях холодного климата, сердце относительно крупнее, чем у жителей тропиков. Такое же соотношение характерно и для высокогорных видов против обитателей равнин, что отражает компенсаторное увеличение сердечной мускулатуры у птиц, испытывающих воздействие кислородного голодания.

Ритм сердечных сокращений в покое у птиц обычно выше, чем, например, у млекопитающих сходного размера, и составляет у относительно крупных видов в среднем 200 — 240 сокращений в минуту (голубь), а у более мелких (воробей) возрастает до 460 — 800/мин.

Как и у рептилий, эритроциты птиц овальной формы, имеют ядро и вполне сопоставимы с рептилийными по размерам, по крайней мере у крупных видов птиц. Период полного обращения крови по лёгочным и системным сосудам составляет у мелких видов от 15 с в покое до всего 4 с при интенсивных нагрузках.

Белые кровяные клетки, или лейкоциты, представлены теми же типами, что и у млекопитающих, однако их общее число примерно в 10 раз выше, чем, например, у человека.

Артериальная система. Полное разделение кругов кровообращения (рис. 150) достигнуто у птиц не только в результате распадения сердца на артериальную и венозную половины, но и благодаря исчезновению левой дуги аорты. Большой круг кровообращения начинается правой дугой аорты (*2*; arcus aortae dexter), отходящей от левого желудочка. Основания отходящих от неё сонных и подключичных артерий каждой стороны объединены в безымянные артерии (*4*; a. innominata), более толстые, чем продолжение дуги аорты. Они ответвляются от самого основания дуги, практически между предсердиями, и каждая распадается на общую сонную (*5*; a. carotis communis; у многих птиц она асимметрична или даже единична) и подключичную артерии (*6*; a. subclavia). Общая сонная артерия делится на внутреннюю и наружную сонные артерии только в области затылка. Подключичная артерия отделяет плечевую артерию (*7*; a. brachialis) и входит в виде грудной артерии (*8*; a. pectoralis) в толщу летательных мышц, тут же раздваиваясь в них. Дуга аорты огибает правый бронх, поворачивает назад и переходит в спинную аорту (*16*), которая на уровне желудка последовательно отдаёт две непарные артерии к частям пищеварительной системы (*12*), затем парные артерии к гонадам, почкам и задним конечностям — пару бедренных (*17*; a. femoralis) впереди

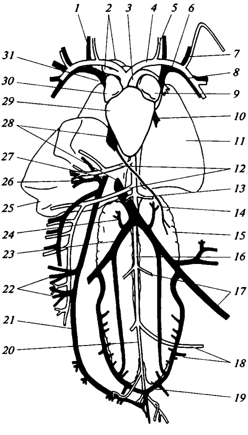


Рис. 150. Схема кровеносной системы птицы на примере перепела (*Coturnix japonica*):

1 — ярёмная вена; *2* — правая дуга аорты; *3* — лёгочная артерия; *4* — безымянная артерия; *5* — общая сонная артерия; *6* — левые подключичные артерия и вена; *7* — плечевые артерия и вена; *8* — грудные артерия и вена; *9* — левое предсердие; *10* — лёгочная вена; *11* — лёгкое; *12* — артерии к внутренним органам; *13* — артерия к гонаде; *14* — надчревная вена; *15* — почка; *16* — спинная аорта; *17* — бедренные артерия и вена; *18* — седалищные артерия и вена; *19* — воротная вена почки; *20* — хвостовая артерия; *21* — копчиково-брыжеечная вена; *22* — вены от тонкой кишки; *23* — общая подвздошная вена; *24* — вена от семенника; *25* — печень; *26* — вены от пищеварительной трубки; *27* — воротная вена печени; *28* — задняя полая вена; *29* — желудочки сердца; *30* — правое предсердие; *31* — передняя полая вена

и пару седалищных (*18*; a. ischiadica) позади. В конце спинная аорта переходит в хвостовую артерию (*20*). Малый круг кровообращения получает венозную кровь из правого желудочка сердца по лёгочной артерии (*3*; a. pulmonalis), которая у многих птиц (например, у сизого голубя) «зажата» между предсердиями и скрыта ими, а впереди распадается на два одноимённых сосуда.

Венозная система отличается от известной для рептилий неполнотой воротной системы почек и отсутствием типичной брюшной вены. От хвоста и задних участков стенки тела кровь оттекает по двум парам вен, слиянием которых формируются три сосуда. Это пара воротных вен почек (*19*; v. portae renalis) и непарная копчиково-брыжеечная вена (*21*; v. coccygeomesenterica), которая направляется по брыжейке задней кишки и конечного отрезка тонкой в воротную систему печени. Ясно, что она негомологична брюшной вене амфибий и рептилий, проходящей по брюшной стенке тела, ниже кишечника. Воротные вены почек лишь частично распадаются в них на капилляры. Приняв седалищную вену (*18*; v. ischiadica) от задней конечности, воротная вена переходит в общую подвздошную вену (*23*; v. iliaca communis), которая принимает ещё бедренную вену (*17*; v. femoralis), вену от гонады (*24*) и сливается с одноименной веной другой стороны в заднюю полую вену (*28*; v. cava posterior). Последняя пронизывает печень на пути к правому предсердию. Вены от пищеварительной системы — желудочные и брыжеечные — впадают в конечный отрезок копчиково-брыжеечной вены, образуя вместе с ней воротную вену печени (*27*; v. portae hepatis). Из печени кровь по скрытым в её толще печёночным венам (v. hepatica) вливается в заднюю полую вену. За остаток настоящей брюшной вены у птиц пытаются выдавать надчревную вену (*14*; v. epigastrica), которая впадает в одну из печёночных вен. От передней части тела кровь обычным образом оттекает через передние полые вены (*31*; v. cava anterior), каждая из которых сливается из единственной крупной яремной вены (*1*; v. jugularis) и подключичной вены (*6*; v. subclavia), продукта слияния плечевой вены (v. brachialis) и грудной (*8*; v. pectoralis). В левое предсердие артериальная кровь из малого круга приходит по нескольким коротким лёгочным венам (*10*; v. pulmonalis).

Органы выделения. Присущий птицам высокий уровень метаболизма с необходимостью требует оперативного удаления метаболитов из организма. Этому вполне соответствует высокая эффективность почек птиц, относительный объём которых (1—2,6 % массы тела) превышает аналогичные показатели для рептилий и млекопитающих. Как и для других амниот, для птиц характерны тазовые, или вторичные, метанефрические почки (рис. 151). По своему строению они скорее напоминают почку рептилий, поскольку в их ткани отсутствует разделение на корковый и мозговой слои и частично сохраняется воротная система. Гломерулы (клубочки артериол) птичьих почек, как правило, мельче по размерам и более многочисленны, чем у млекопитающих. Их общее число варьирует от 30 000 у мелких воробьиных птиц до 274 000—353 000 у голубя и до 1 989 000 у домашней утки, что в 4—15 раз превосходит аналогичные показатели для почек млекопитающих сходного размера.

Как и у рептилий, продуктом азотистого обмена у птиц служит мочевая кислота, что позволяет им сохранять при формировании мочи почти в 10 раз больше влаги, чем это доступно млекопитающим. Избыток электролитов удаляется у птиц исключительно экстраренальным (т. е. внепочечным) путем — с гипертоническими секретами слезных и носовых желез, которые особенно сильно развиты у морских птиц, неизбежно поглощающих морскую воду.

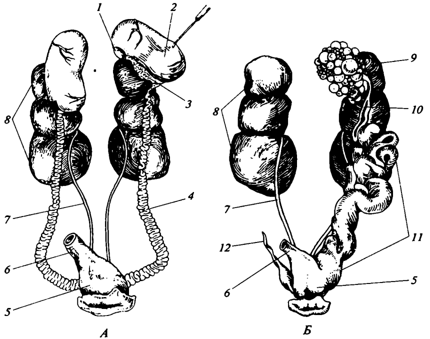


Рис. 151. Органы мочеполовой системы сизого голубя. Вид с брюха:

А — самец; *Б* — самка; *1* — надпочечник; *2* — семенник; *3* — придаток семенника; *4* — семяпровод; *5* — клоака; *6* — задняя кишка (обрезок); *7* — мочеточник; *8* — доли почки; *9* — яичник; *10* — воронка яйцевода; *11* — яйцевод; *12* — рудимент правого яйцевода

Почки в виде плотных ярко-красных тел занимают обширные впадины подвздошных костей. У голубя и многих других птиц каждая почка подразделена на образующие продольный ряд три округлые доли (рис. 151, *8*). Мочевая кислота отличается чрезвычайно низкой растворимостью и при малейшем повышении концентрации выпадает в осадок, формируя белую кашицеобразную пасту. Она не может создать сколько-нибудь заметного осмотического давления и не может сопротивляться реабсорбции воды. В то же время последняя осуществляется здесь не только за счет исходного, более высокого осмотического давления тканевой жидкости и крови, как у рептилий. Присутствующие в части нефронов петли Генле дополнительно повышают осмотическое давление в интерстициальной ткани почки (между канальцами) за счёт накопления соли. Пара длинных мочеточников (*7*) тянется по нижней поверхности почек к среднему отделу клоаки (*5*). Мочевого пузыря у птиц нет.

Органы размножения. У самцов семенники бобовидной формы (рис. 151, *А*, *2*), в брачный период они нередко становятся очень крупными. Роль семяпровода (*4*) выполняет тонкий извитой вольфов канал, в который половые продукты попадают через посредство рудимента туловищной почки — придатка семенника (*3*; epididymis). Семяпроводы впадают в клоаку совместно с мочеточниками. Копулятивные органы большинством птиц утрачены, вероятно, ради облегчения тела. Сперма передается при спаривании только благодаря непосредственному контакту клоакальных областей самца и самки. Надёжность такого оплодотворе-

ния не стопроцентна: в кладках встречаются неоплодотворённые яйца. Непарный копулятивный орган, отходящий от нижней стенки клоаки, характерен для нескольких групп птиц, прежде всего гусеобразных и бескилевых.

У самок органы размножения развиты только на левой стороне тела (рис. 151, *Б*), правые же атрофируются ещё у молодых птиц. Дело в том, что в сравнении с размерами тесной брюшной полости яйца слишком крупны, а потому два яичника не могли бы функционировать одновременно, что и обусловило исчезновение одного из них. Левый яйцевод развит очень сильно, что вполне понятно, так как он откладывает поверх яйцеклетки объёмные и многослойные третичные оболочки. Тонкая и обширная воронка яйцевода растянута вокруг яичника, она надежно захватывает яйцеклетку после овуляции.

Яйцо. Яйцо относится к телолецитальному типу, поскольку яйцеклетка, образующая желток, перегружена запасными веществами. У домашней курицы приблизительно половину массы желтка составляет вода; остальная часть примерно на 40 % представлена белками, около 60 % в ней занимают жироподобные вещества. Активная протоплазма с ядром располагается на поверхности яйцеклетки в области анимального полюса в виде небольшого пятнышка — бластодиска диаметром около 3 мм. Оплодотворение наступает в самом начале яйцевода, до формирования третичных оболочек. Наиболее глубокая из них образована белком более плотной консистенции — как в закрученных канатиках-халазах, соединяющих поверхность желтка с полюсами яйца. Типичный белок — это главным образом запас воды, но он содержит также 10—15 % протеинов. Из двух подскорлуповых оболочек одна плотно прилегает к белку, другая — к скорлупе. Между ними на тупом конце яйца остается воздушная камера (пуга, рис. 152, *Д*, *14*), которая, увеличиваясь в размерах, компенсирует сокращение объёма белка из-за испарения воды в ходе насиживания, а перед вылуплением используется зародышем для первоначальных дыхательных движений. Скорлупа состоит в основном из кристаллов углекислого кальция с небольшим добавлением карбоната магния, фосфатов кальция и магния, а также органических материалов. Через её микроскопические поры осуществляется диффузия дыхательных газов. К концу периода насиживания скорлупа становится несколько тоньше, поскольку эмбрион заимствует из неё минеральные вещества при формировании скелета (не менее 80 % массы).

Развитие. Пока оплодотворенное яйцо движется по яйцеводу, начинается неполное дробление зиготы, которое захватывает только бластодиск. К моменту откладки яйца он превращается в бластодерму (рис. 152) — фактически готовую к гаструляции бластулу. Её круглый центральный участок — так называемая светлая область (*4*; area pellucida) — слегка приподнята над желтком, прикрывая полость бластулы, бластоцель. Окружающая её периферическая тёмная область (*1*; area opaca) постепенно обрастает желток, формируя желточный мешок, в стенках которого рано образуются кровеносные сосуды. Клетки мешка захватывают желток и доставляют к этим сосудам способные диффундировать вещества.

В начале гаструляции клетки поверхностного слоя светлой области движутся из заднего сгущения вперёд и образуют первичную полоску с продольной первичной бороздкой (*7*) посередине, эквивалентом бластопора. Окружённый более резким кольцевым валиком передний конец бороздки называется гензеновским узелком (*6*). Клетки первичной полоски уходят через бороздку в глубину, под эктодерму, где расползаются вперёд и в стороны, образуя мезодерму, — так проходит процесс инвагинации. Впереди от гензеновского узелка клетки формируют головной от-

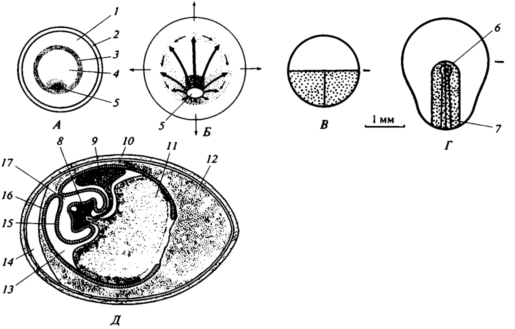


Рис. 152. Стадии развития куриного эмбриона:

А — схема ранней бластодермы, *Б* — схема движения клеток в ранней бластодерме; *В*, *Г* — схема изменений бластодермы в ходе гаструляции; на обоих рисунках пунктированы те же клеточные популяции, справа нанесён стабильный ориентир в виде горизонтального штриха (*В* — картина перед откладкой яйца; *Г* — после развития первичной бороздки); *Д* — схематический разрез яйца с зародышем в момент замыкания амниотической полости; *1* — тёмная область бластодермы; *2* — зона обрастания желтка; *3* — пограничная зона; *4* — светлая область бластодермы; *5* — область сгущения бластомеров; *6* — гензеновский узелок; *7* — первичная бороздка; *8* — зародыш (поперечный разрез); *9* — аллантоис; *10* — скорлупа; *11* — желток; *12* — белок; *13* — внезародышевый целом; *14* — воздушная камера; *15* — амнион; *16* — сероза; *17* — амниотическая полость

росток, зачаток хорды. Благодаря упомянутой направленности движения клеток тело зародыша формируется впереди от первичной бороздки. Уже в первые дни насиживания начинают формироваться мезодермальные сегменты (сомиты), сворачивается нервная трубка, формируется и начинает сокращаться сердце, голова, а позже и хвост приподнимаются над окружающей (внезародышевой) эктодермой. В середине вторых суток (у домашней курицы) в передней части нервной трубки в виде пузырей представлены три отдела мозга (см. с. 70, см. рис. 41, *А*). К концу вторых суток их уже пять (см. рис. 41, *Б*). К концу второго дня хорошо выражена подковообразная головная складка, образованная внезародышевой эктодермой вместе с подстилающим её париетальным листком мезодермы (позже появляется аналогичная хвостовая складка), — идёт формирование двухслойной оболочки вокруг зародыша — серозы (рис. 152, *Д*, *16*; наружный слой) и амниона (*15*; внутренний слой). На третьи сутки начинает развиваться аллантоис, зародышевый мочевой пузырь (*9*), внедряющийся в промежуток между слоями. В это время у зародыша появляются почки конечностей — зачатки в виде небольших сосочков. Временно формируются 5 пар висцеральных щелей, из которых передняя (брызгальце) сохраняется в качестве барабанной полости.

Первого вдоха при вылуплении птичий эмбрион сделать не может из-за сложности сети дыхательных путей (бронхов и парабронхов), которая освобождается постепенно, у цыпленка — в течение 2—3 дней, когда амниотическая жидкость поглощается из неё кровью. Эмбрион пытается дышать воздухом сначала из воздушной камеры яйца, а в течение последних суток — атмосферным воздухом через отверстие в скорлупе (проклёв), сделанное при помощи острого известкового «яйцевого зуба» на вершине верхней челюсти. Параллельно благодаря дыхательным движениям остаточный желток втягивается в брюшную полость. Непосредственно перед вылуплением птенец поворачивается около длинной оси яйца и прорезает скорлупу по кругу множественными проколами при помощи яйцевого зуба, затем, упершись ногами, выдавливает круглую крышечку.

Кровеносная система зародыша претерпевает в ходе развития глубокие преобразования. На ранних стадиях развития сердце, имеющее вид изогнутой трубки, получает кровь по парным кювьеровым протокам (рис. 153, *1*) (из кардинальных вен) и непарной желточной вене (*11*). Вперёд оно посылает парную поначалу брюшную аорту (*30*), дающую к парным корням спинной аорты артериальные дуги — челюстную, подъязычнуй и четыре жаберные. От спинной аорты отходят желточные артерии (*12*) и пупочные (*15*) к органу дыхания — аллантоису (*14*).

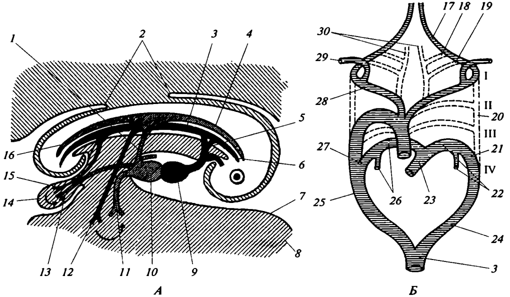


Рис. 153. Особенности кровообращения куриного зародыша:

А — схема кровеносной системы на ранней стадии развития; *Б* — схема дуг аорты на поздних стадиях, вид снизу, пунктиром показаны рано исчезающие сосуды, наследие рыбообразных предков, римскими цифрами пронумерованы следы жаберных артериальных дуг: *1* — кювьеров проток; *2* — складка амниона; *3* — спинная аорта; *4* — передняя кардинальная вена; *5* — дуги аорты; *6* — общая сонная артерия; *7* — энтодерма; *8* — желточный мешок; *9* — желудочек; *10* — предсердие; *11* — желточная вена; *12* — желточная артерия; *13* — пупочная вена; *14* — аллантоис; *15* — пупочная артерия; *16* — задняя кардинальная вена; *17* — общая сонная артерия; *18* — челюстная артериальная дуга; *19* — подъязычная артериальная дуга; *20* — корень спинной аорты; *21* — левый боталлов проток; *22* — левая лёгочная артерия; *23* — общий ствол лёгочных артерий; *24* — отрезок левой дуги аорты; *25* — правая дуга аорты; *26* — правая лёгочная артерия; *27* — правый боталлов проток; *28* — безымянная артерия; *29* — подключичная артерия; *30* — раздвоенная брюшная аорта

От аллантоиса в конечный участок желточной вены приходит пупочная вена (*13*). Печень формируется позже вокруг этого участка, который шунтирует её воротную систему, формируя обходной путь, «венозный проток». К исходу 7-го дня сердце становится четырехкамерным: его разделяет продольная перегородка, прободённая между предсердиями овальным отверстием.

Артериальная кровь от аллантоиса сквозь упомянутый шунт печени попадает в печёночную вену, далее в заднюю полую, но тут встречается с венозной кровью и к сердцу приходит смешанной. Через правое предсердие и правый желудочек она попадает в лёгочную артерию, из которой почти полностью перебрасывается двумя боталловыми протоками (*21*, *27*; ductus Botalli, или d. arteriosus; см. с. 209) в правую дугу аорты и в спинную аорту (лёгкое не функционирует). Но в безымянные артерии, которые ответвляются от правой дуги аорты перед впадением боталловых протоков, упомянутая смешанная кровь попадает иным путем. Из правого предсердия через упомянутое овальное отверстие она переходит в левое предсердие, давление в котором мало из-за слабости притока крови от лёгких. Отсюда кровь через левый желудочек поступает в большой круг. В конце инкубации по мере включения лёгочного дыхания и атрофии аллантоидного круга боталловы протоки всё сильнее зажимаются гладкой мускулатурой, малый круг кровообращения наполняется всё лучше, давление в обоих предсердиях выравнивается, ток крови через овальное отверстие прекращается и оно постепенно зарастает. Устанавливается характерное для взрослых птиц несмешанное кровообращение, «венозный проток» также постепенно зарастает.

Постэмбриональное развитие. Птицы разнообразны по продолжительности индивидуального развития и по уровню, которого оно успевает достичь к моменту вылупления. У выводковых, или зрелорождающих (матуронатных), птиц, например курообразных и гусеобразных, птенцы покрыты густым пухом и через несколько часов после вылупления уже могут следовать за матерью и самостоятельно собирать корм. Это состояние принято считать относительно примитивным, поскольку эмбриогенез его носителей, использующий большое количество желтка, расточителен, а самостоятельный сбор корма сравнительно мало эффективен. Противоположную крайность составляют незрелорождающие (имматуронатные) птицы, называемые птенцовыми, которые вылупляются с не прорезавшимися глазами, многие — голыми. Это, прежде всего, певчие птицы (представители отряда Воробьинообразные). Они получают в яйце от матери меньшее количество желтка и восполняют свою относительную недоразвитость уже в птенцовый период, находясь в комфортабельном, относительно безопасном гнезде и потребляя обильный корм, приносимый родителями. Птицы некоторых отрядов, например аистообразные, дневные хищники (соколообразные), занимают промежуточное положение и получили название полувыводковых.

Особенности обмена веществ. Птицы характерны высоким уровнем базального метаболизма (когда они находятся в состоянии покоя, не переваривают пищу, не испытывают стресса, не линяют и т.д.). Особенно это касается мелких птиц, у которых на единицу объёма приходится относительно большая площадь поверхности тела. Установлено, что уровень метаболизма у родственных животных разного размера пропорционален их массе, возведённой в степень 0,73.

Полёт сопровождается особенно большими энергозатратами. Подсчитано, что у голубя, например, возрастание расхода энергии в полёте может достигать

20-кратной величины, а у колибри, у которых и основной обмен значительно выше, чем у других птиц, экспериментально измеренное удельное потребление кислорода увеличивается почти в 6 раз.

Высокий уровень обмена веществ в сочетании с эффективным средством физической терморегуляции — перьевым покровом — обеспечивает постоянство температуры тела птиц — их гомойотермность. Однако, как и у многих млекопитающих, эта гомойотермность относительна и зависит от характера активности птиц (сон, бодрствование, полёт) или неблагоприятного сочетания внешних условий (отсутствие пищи, низкие температуры окружающей среды). Для особенно мелких птиц с ограниченными резервами характерно впадение в настоящую летаргию с понижением температуры тела и многократным снижением уровня метаболизма. Так, у некоторых видов колибри в пустынях США во время ночёвки температура тела понижается с 41 до 19°, а общий уровень обмена веществ снижается в 28 раз. Чёрный стриж (*Apus apus*) может голодать в течение 5 дней, прекращая на время плохой погоды всякую активность. При этом температура тела снижается на 20 °С, а уровень обмена — на 80 %. Сходные проявления, получившие название гетеротермности, обнаружены и у обыкновенного козодоя (*Caprimulgus europaeus*).

Механизмы противостояния переохлаждению или перегреву (опасному уже при превышении нормы на 2 °С) у птиц достаточно просты и естественны: защищаясь от переохлаждения, они взъерошивают перья и накрывают ими лапы, что снижает потери тепла на 12 % (у домашней курицы). В холодные сезоны у птиц заметно увеличивается плотность перьевого покрова (например, у синицы-лазоревки летом 1 140 перьев, а зимой — 1 704), а также густота пуховых участков контурного пера.

Основной механизм охлаждения при перегреве — учащённое поверхностное дыхание (теплоотдача за счёт испарения влаги с поверхности ротоглоточной полости). Способствует поддержанию интенсивной теплоотдачи и сопутствующий гомойотермности высокий температурный градиент между телом птицы и внешней средой. Рассеяние тепла облегчают также мелкие абсолютные размеры тела, при которых поверхность тела велика в сравнении с его объёмом. Неслучайно в соответствующий размерный класс попадает большинство певчих птиц (принадлежащих к отряду Воробьинообразные Passeriformes), обладающих более высоким (приблизительно вдвое) уровнем метаболизма.

Для снижения теплопотерь птицы могут образовывать скопления, в которых создаётся более благоприятный температурный режим. Так, европейские короткопалые пищухи (*Certhia brachydactyla*) забираются в трещины деревьев на ночлег группами по 20 птиц. Известны групповые ночёвки скворцов и черногрудых воробьёв на зимовках, а также специфические плотные группировки («черепахи») гнездящихся на припайном льду Антарктиды императорских пингвинов (*Aptenodytes forsteri*) в период зимних низких температур (ниже –30 °С) при скорости ветра до 200 км/ч.

Экология и поведение птиц

Способность покрывать огромные пространства в поисках подходящих условий для гнездования и выведения птенцов, мест с достаточными запасами корма, совершать длительные сезонные кочёвки и перелёты или, напротив, приспоса-

бливаться к самым разнообразным условиям существования при оседлом образе жизни — всё это делает птиц одной из самых пластичных и жизнеспособных групп позвоночных животных. Птиц можно встретить за Полярным кругом и в густых лесах влажного тропического пояса, в щебнистых или песчаных пустынях и на центральных улицах современных мегаполисов. Их адаптивные возможности кажутся почти безграничными, в то же время у большинства видов есть свои видоспецифические предпочтения — своя экологическая ниша. Встречаются случаи узкой пищевой специализации, т.е. предпочтительного питания небольшим набором кормов или даже всего одной разновидностью корма — семенами ели (у клеста-еловика *Loxia curvirostra*), плодами масличной пальмы (козодой гуахаро *Steatornis caripensis*), жалящими насекомыми (щурки *Merops*), нектаром (колибри) и т.д. Однако для большинства птиц скорее характерно использование разнообразных кормов, спектр и способы освоения которых зависят от конструкции ротового аппарата, врожденных пищедобывательных стереотипов и нажитого индивидуального опыта. Многие чайки, например, в течение короткого времени могут сменять места кормодобывания с водоёмов и прибрежной полосы до окрестных лугов, пашен и даже городских свалок. Синицы, как известно, в зимнее время легко переключаются с естественных способов добывания корма на питание вывешенными за окно продуктами, быстро обучаясь расклёвывать их упаковку. Именно способность к обучению позволяет многим птицам справляться с нетрадиционной добычей. Например, орел-стервятник *Neophron* раскалывает яйца африканского страуса, бросая на них клювом камни, многие дневные хищники и грифы сбрасывают для этого черепах с большой высоты на скалы, фрегаты *Fregata*, поморники *Stercorarius* и некоторые другие виды прибегают к клептопаразитизму, т. е воровству добычи у более приспособленных охотников.

Нередко птицы образуют достаточно крупные многовидовые кормовые сообщества, как грифы на трупе крупного животного, синицы, поползни и пищухи в смешанных стаях, врановые птицы, чайки и т.д. Согласованная коллективная охота особенно характерна для рыбоядных птиц — пеликанов и бакланов.

Высокий уровень метаболизма птиц и ограниченная возможность накапливать жировые резервы заставляют их постоянно заниматься поисками корма и поглощать его в значительных количествах. При недостатке или отсутствии пищи птицы быстро погибают. Так, домовый воробей погибает уже через 67 ч голодовки при внешней температуре +29 °С. При более низкой и более высокой температуре птица гибнет ещё быстрее. Более крупные птицы несколько устойчивее к голоданию. Домашняя курица, например, выдерживает 12 дней без пищи, голубь несколько меньше, а домашняя утка — 21 день. Крупные дневные хищники способны обходиться без пищи более месяца, а альбатросы — до 28 дней. Особенно устойчивы к голоданию пингвины, так как нелетающие птицы могут накапливать большие запасы жира. Так, самец императорского пингвина, вынашивающий единственное яйцо на своих лапах (в июне и июле, в разгар антарктической зимы), вынужден поститься, склёвывая только снег как источник воды, и за весь период такого поста теряет до 50 % первоначальной массы. За это время он преодолевает расстояние до 50 км от кромки льда к колонии, где остаётся для ухаживания, и только после откладки самкой яйца, 62—64 дней инкубации, вылупления птенца и возвращения самки направляется пешком к океану.

Для переживания неблагоприятных условий некоторые птицы устраивают в потаённых местах на участках своего оседлого обитания запасы калорийного и

устойчивого к хранению корма (орехов, желудей, семян хвойных пород). Запасаются и остатки живой добычи (например, мохноногий и домовый сычи часто с осени запасают в дуплах тушки мышей и полёвок).

Как и у других позвоночных животных, использование ресурсов среды сопровождается у птиц установлением определённой территориальной структуры, характерной для каждого вида. Наиболее распространено у птиц образование и охрана гнездовой территории в сезон размножения. Чаще всего вначале этим занят только самец, после образования брачной пары и при постройке гнезда — оба родителя. Песня самца маркирует занятый участок и существенно смягчает конкуренцию за территорию, хотя из-за постепенного уплотнения гнездовой популяции она, как правило, со временем заметно сужается.

Часто охраняемая гнездовая территория одновременно является и защищаемым кормовым участком, что, в частности, характерно для мелких воробьиных птиц. У птиц, гнездящихся и собирающих корм в разных биотопах, обычно энергично защищается лишь гнездовая территория, а места сбора корма эксплуатируются многими особями того же вида без заметного антагонизма. Таковы отношения, например, у скворцов, дроздов-рябинников, врановых птиц, цапель и т.д. У колониально гнездящихся птиц часто в качестве гнездового участка охраняются только непосредственные окрестности гнезда (у чистиковых, веслоногих, чаек).

Обретение собственной гнездовой территории, обычно осуществляемое самцами у большинства видов птиц, сопровождается, помимо акустических сигналов, разного рода демонстрациями, назначение которых двояко. С одной стороны, самец-хозяин ревниво охраняет свой гнездовой участок от пришельцев, обозначая своё присутствие, а то и агрессивно нападая на чужака. С другой стороны, в его задачу входит и привлечение самки на занятый участок. Выбору помогает половой диморфизм в окраске или контурах оперения, не говоря уже о специальных звуковых сигналах у самца, играющих роль брачного зова (токовое пение). Обычно призывное пение сопровождается и характерными демонстрациями. У полигамных видов такие демонстрации самцов часто бывают групповыми и сопровождаются стычками соперников в присутствии самок, с которыми они время от времени спариваются (многие куриные птицы, кулики). У видов со слабо развитым половым диморфизмом брачный танец обычно выполняют оба партнера, синхронизируя свои движения (альбатросы, олуши, пингвины), обмениваясь различными предметами (цапли, поганки), имитируя кормление или сбор гнездового материала.

После брачных демонстраций образовавшаяся пара или оплодотворённая самка (у полигамных видов) приступают к постройке гнезда. Назначение птичьего гнезда многообразно: это и укрытие для кладки и будущего выводка (у птенцовых птиц); это и инкубатор, в котором «нагревательным элементом» служит тело насиживающей птицы, а утеплённые стенки гнезда являются термостатом.

Сложность самой гнездовой постройки во многом определяется типом и продолжительностью развития птенцов. Так, у выводковых птиц, обычно очень плотно насиживающих кладку и тем самым защищающих её в период инкубации, вылупившиеся птенцы быстро покидают гнездо и следуют за самкой. В этих случаях гнездовая постройка может совершенно отсутствовать, и яйца откладываются прямо на грунт, иногда лишь в слегка подготовленную ямку. У видов с птенцовым типом развития гнездовой период растягивается не только на период инкубации, но и на продолжительное время роста и развития потомства — до вылета. В этих случаях (у большинства птиц) гнездовая постройка может достигать

большой сложности, сочетая в себе черты и хорошо замаскированного убежища, и совершенного термостата-инкубатора.

По окончании гнездового сезона территориальная структура популяции обычно размывается, и объединившиеся выводки могут сообща кормиться на огромных территориях в период послегнездовых кочёвок. Однако некоторые виды (серый сорокопут *Lanius excubitor*, пустельга *Falco tinnunculus*) даже во время сезонных перелётов и на зимовках продолжают охранять вокруг себя небольшую территорию в качестве охотничьих угодий — источника пищевых ресурсов. Американский красноголовый дятел (*Melanerpes erythrocephalus*), зимуя в штате Мэриленд, накапливает открытые запасы желудей, которые охраняет с такой же агрессивностью, как и гнездовые участки на севере США.

Размеры гнездовых территорий, охраняемых от других особей своего вида (за исключением партнёра), могут варьировать в широких пределах — от 3 м^2 у серебристой чайки до 93 км^2 у беркута (*Aquila chrysaetos*).

Привязанность к одной и той же гнездовой территории, известная под названием «инстинкта дома» (homing), может сохраняться у некоторых видов на протяжении нескольких лет. Особенно характерна она для дневных хищников, аистов, других голенастых птиц, многих воробьиных. Как показывают данные кольцевания, особенно тесно привязанными к прежним гнездовым участкам оказываются самцы. Менее привязаны к местам своего рождения молодые птицы; например, у деревенских ласточек лишь 5 % молодых птиц возвращаются на прежние места.

Некоторые виды столь же привязаны и к зимовочным территориям. Показано, например, что до 22 % серебристых чаек ежегодно возвращаются на места своих привычных зимовок в Швеции или Дании. Одна окольцованная горная трясогузка (*Motacilla cinerea*) пять лет подряд встречалась на зимовке в одном и том же городском саду в Бомбее.

Сезонные изменения условий существования побуждают птиц к смене мест обитания. Более 2/3 видов, гнездящихся в Северном полушарии, улетает зимовать на юг и примерно половина этих птиц возвращается обратно. Для Европы суммарное число перелётных птиц составляет не менее $4 \cdot 10^9$ особей.

Перелёты запускаются изменением длины светового дня и нарастающим ухудшением погодных условий. Дистанции перелётов составляют от нескольких сотен километров (многие воробьиные птицы, дневные хищники) до 6—7 тысяч км (буревестники, ласточки) и даже 17 тысяч км (полярная крачка *Sterna paradisea*; рис. 154). При этом птицы могут руководствоваться топографическими наземными ориентирами, оценивать положение солнца и скорость его смещения по небосводу (15°/ч), а в ночное время использовать карту звёздного неба. У многих видов перелётных птиц, по-видимому, существует врождённая программа перелёта, поскольку часто старые и молодые птицы отправляются на зимовку в разное время и достигают одной и той же цели независимо.

Несмотря на замечательную способность птиц к выбору для себя подходящих местообитаний, большинство из них недолговечны. Основные причины гибели птиц — пресс хищников, разорение гнёзд, голодание, болезни. У куриных в среднем только 44 % птенцов выклёвывается из яиц, и из них 20—50 % гибнет в первые же месяцы самостоятельной жизни. Уровень общей ежегодной смертности взрослых птиц и птенцов сильно варьирует у разных видов и составляет, например, у мелких воробьиных и многих гусеобразных до 40—60 % или даже

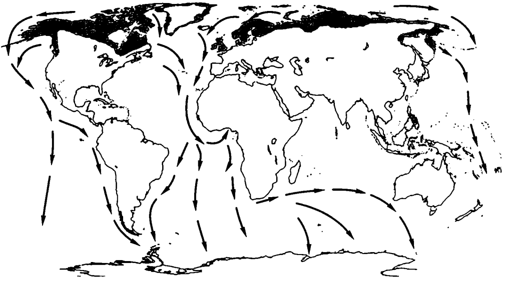


Рис. 154. Маршруты осеннего перелёта полярной крачки *Sterna paradisea*. Серым закрашена область гнездования

75 %. В то же время у стрижей эта величина не превышает 10 %, а у некоторых пингвинов и трубконосых может снижаться до 3—7 %. Высокая смертность обычно компенсируется увеличением числа яиц в кладке и повторным гнездованием в течение сезона. Так, некоторые виды синиц, уровень ежегодной смертности у которых достигает 72 %, имеют две кладки в сезон по 10 яиц в каждой, а половая зрелость наступает у годовалых птиц. Эти показатели неодинаковы для разных популяций. Например, в Великобритании лишь 7 % гнездящихся пар больших синиц дают по два выводка в год, тогда как в Нидерландах — 35 %. На Британских островах уровень смертности голубой лазоревки составляет 73 % при средней величине кладки 16 яиц, тогда как в Испании — 41 % и шесть яиц соответственно. В целом у большинства видов птиц годы депрессии численности и максимальной величины (пики) чередуются с периодичностью 4—10 лет.

Разнообразие, распространение и образ жизни современных птиц

Известных в настоящее время птиц, современных и вымерших, группируют в два подкласса. Подкласс Ящерохвостые (Saururae) включает древних птиц (Archaeornithes), к которым относится археоптерикс, затем энанциорнисовых (Enantiornithes) и, наконец, конфуциусорнисов (*Confuciusornis*; см. с. 365) с неясными родственными связями. Все современные представители класса объединяются в группу Современные птицы (Neornithes) подкласса Веерохвостые (Ornithurae), включающего 29 отрядов и насчитывающего 8 600 видов. К веерохвостым птицам относят и ряд групп вымерших птиц (см. с. 367) мелового (Odontognathae) и более позднего времени (Aepyornithiformes, Dinornithiformes).

Надотряд Древненёбные птицы, или Палеогнаты (Paleognathae)

В эту группу традиционно включаются относительно примитивные (архаичные) нелетающие птицы — Бескилевые (рис. 155), или Бегающие (Ratitae: африканский страус, нанду, эму, казуары и киви), а также один отряд летающих птиц — Тинамуобразные. Одно из проявлений их архаичности — матуронатность (см. с. 330). Все они собирают относительно мелкую добычу как животного происхождения, так и растительного (в меньшей степени — киви и тинаму).

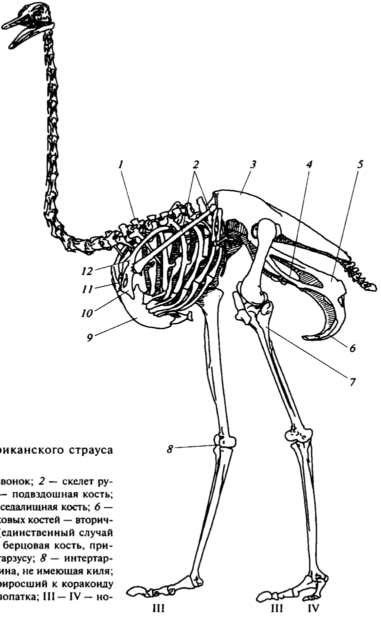


Рис. 155. Скелет африканского страуса (*Struthio camelus*):

1 — первый грудной позвонок; *2* — скелет рудиментарного крыла; *3* — подвздошная кость; *4* — лобковая кость; *5* — седалищная кость; *6* — сросшиеся вершины лобковых костей — вторичный лобковый симфиз (единственный случай среди птиц); *7* — малая берцовая кость, приросшая концом к тибиотарзусу; *8* — интертарзальный сустав; *9* — грудина, не имеющая киля; *10* — коракоид; *11* — приросший к коракоиду остаток ключицы; *12* — лопатка; III — IV — номера пальцев стопы

Отряд Страусообразные (Struthioniformes)

Единственный представитель группы — африканский страус (*Struthio camelus*; рис. 156, *1*) — наиболее известный вид из числа бескилевых. Это самая крупная из ныне живущих птиц: самцы африканского страуса достигают в природе 2,5 м в высоту и массы 90 кг. Самцы имеют чёрно-белую контрастную окраску, самки однотонны. Крылья устроены в принципе так же, как у летающих птиц, но невелики по размерам (см. рис. 155, *2*), а перья, включая маховые, не образуют прочных опахал, поскольку их бородки не сцеплены. Грудина плоская, щитовидная (см. рис. 155, *9*). На задних конечностях — по два пальца (III и IV). Населяют африканские степи и саванны к юго-востоку от Сахары. Моногамы или полигамы. Откладывают 6—8 крупных яиц (по 1 400 г), которые насиживают и самцы, и самки в течение 6 недель.

Отряд Нандуобразные (Rheiformes)

Различают два вида, населяющих равнины (пампы) Южной Америки. От африканского страуса отличаются трехпалыми задними конечностями, строением таза и нёба, имеют более мелкие размеры (высота не более 1,3 м, масса до 40 кг). Окраска оперения однотонная, буровато-серая. Несколько самок откладывают 10—30 яиц в одно гнездо. Насиживает кладку (35—40 дней) и водит птенцов только самец.

Отряд Казуарообразные (Casuariiformes)

Включает два семейства — Эму (Dromaiidae) и Казуаровые (Casuariidae). Отличаются трехпалыми задними конечностями, рудиментарными крыльями, отсутствием рулевых перьев и сдвоенными контурными перьями. Бородки лишены крючочков, и перья образуют рыхлые опахала.

Австралийские эму достигают 1,5—1,8 м в высоту и массы до 60 кг. Населяют травянистые равнины и осветлённые леса, питаясь фруктами, корешками, травой. В брачный сезон самец издаёт громкие крики. Моногамы. Самка откладывает 7—12 яиц (по 650 г), которые самец высиживает 56 дней. Полосатых птенцов водят и охраняют оба родителя.

Для трёх видов казуаров характерно оперение чёрного цвета с ярко окрашенными серёжками и голыми участками кожи на шее. На голове — высокий костный шлем. Рудиментарное крыло несёт 3—5 длинных голых стержней — остатки первостепенных маховых перьев. Обитают в лесах Новой Гвинеи, севера Австралии и на некоторых соседних островах. Самки откладывают 3—8 тёмно-зелёных яиц, которые насиживаются 49—52 дня.

Отряд Кивиобразные (Apterygiformes)

Киви (три вида) населяют кустарниковые заросли на обоих о-вах Новой Зеландии и о-ве Стьюарт. Длина тела самого крупного — 70 см. Ноги трехпалые. Рудиментарные крылья обозначены на теле небольшими пучками перьев. Ноздри

2
5
3
4
11
1
25
10
9
7
14
15
6
13
8
16
18
12
19
20
21

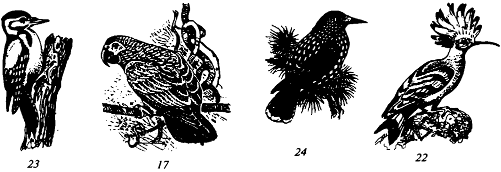


Рис. 156. Представители разных отрядов современных птиц:

1 — африканский страус (*Struthio camelus*), отряд Страусообразные (Struthioniformes); *2* — тинаму (*Crypturellus variegatus*), отряд Тинамуобразные (Tinamiformes); *3* — полярнавя гагара (*Gavia immer*), отряд Гагарообразные (Gaviiformes); *4* — средиземноморский буревестник (*Puffinus diomedea*), отряд Буревестникообразные (Procellariiformes); *5* — императорский пингвин (*Aptenodytes forsteri*), отряд Пингвинообразные (Sphenisciformes); *6* — африканская змеешейка (*Anchinga rufa*), отряд Пеликанообразные (Pelecaniformes); *7* — афиканский аист-разиня (*Anastomus lamelligerus*), отряд Аистообразные (Ciconiiformes); *8* — обыкновенная выпь (*Botaurus stellaris*), отряд Аистообразные (Ciconiiformes); *9* — скопа (*Pandion haliaeetos*), отряд Соколообразные (Falconiformes); *10* — обыкновенный рябчик (*Tetrastes bonasia*), отряд Курообразные (Galliformes); *11* — лебедь шипун (*Cygnus olor*), отряд Гусеобразные (Anseriformes); *12* — венценосный журавль (*Balearica pavonina*), отряд Журавлеобразные (Gruiformes); *13* — обыкновенный бекас (*Gallinago gallinago*), отряд Ржанкообразные (Charadriiformes), подотряд Кулики (Limicolae); *14* — серебристая чайка (*Larus argentatus*), отряд Ржанкообразные, подотряд Чайковые (Lari); *15* — обыкновенный тупик (*Fratercula arctica*), отряд Ржанкообразные, подотряд Чистиковые (Alcae); *16* — белобрюхий рябок (*Pterocles alchata*), отряд Голубеобразные (Columbiformes); *17* — попугай жако (*Psittacus erithacus*), отряд Попугаеобразные (Psittaciformes); *18* — калифорнийская кукушка-подорожник (*Geococcyx californianus*), отряд Кукушкообразные (Cuculiformes); *19* — полярная сова (*Nyctea scandiaca*), отряд Совообразные (Strigiformes); *20* — обыкновенный козодой (*Caprimulgus europaeus*), отряд Козодоеобразные (Caprimulgiformes); *21* — обыкновенный стриж (*Apus apus*), отряд Стрижеобразные (Apodiformes); *22* — удод (*Upupa epops*), отряд Ракшеобразные (Coraciiformes); *23* — большой пёстрый дятел (*Dendrocopos major*), отряд Дятлообразные (Piciformes); *24* — кедровка (*Nutifraga caryocatactes*), отряд Воробьинообразные (Passeriformes); *25* — священный ибис (*Threskiornis aethiopica*), отряд Аистообразные (*Ciconiiformes*)

тянутся внутри рамфотеки в узких каналах (глубоких замкнутых желобках) до конца длинного, слегка изогнутого клюва, окружённого в основании длинными «щетинками». Образ жизни ночной. Питаются преимущественно червями и личинками насекомых, которых отыскивают, по-видимому, с помощью обоняния. Самка откладывает в норе два рекордно крупных яйца (по 11 % массы тела матери), которые насиживает 75—80 дней.

Отряд Тинамуобразные (Tinamiformes)

Отряд включает 42 вида, эндемичных для Южной и Центральной Америки, пример — красногрудый скрытохвост (*Crypturellus variegatus*, рис. 156, *2*). Летают плохо и неохотно. По строению нёба напоминают нандуобразных, но контурные перья устроены иначе. По питанию и типу гнездования в целом сходны с куриными, но потребляют меньше растительных (особенно листовых) кормов. Насиживает кладку (19—20 дней) и водит птенцов самец.

Надотряд Типичные, или Новонёбные, птицы (Neognathae)

Отряд Гагарообразные (Gaviiformes)

Различают пять видов. Достаточно крупные птицы с длиной тела до 60—85 см и массой до 4 кг, как полярная гагара (*Gavia immer*, рис. 156, *3*). По суше фактически ползают на брюхе, выбираются на берег только для гнездования, но зато прекрасно плавают и ныряют, обычно оставаясь под водой до 30—40 с, а иногда и до 3—5 мин. При этом используют только задние конечности с тремя пальцами, соединенными перепонкой. Встречаются по всей умеренной и арктической зоне Северного полушария, преимущественно на пресных водоёмах. Питаются рыбой, беспозвоночными и земноводными. Моногамы. Неглубокую лунку гнезда (у самой воды) слегка выстилают травой или водорослями. В кладке два продолговатых яйца пятнистой окраски. Насиживают оба родителя 25—29 дней. Вылупившиеся птенцы начинают плавать в тот же день, а через 2—4 дня уже ныряют. Гагары считаются одной из наиболее древних групп среди современных птиц, известны с мелового периода.

Отряд Поганкообразные (Podicipediformes)

Различают 21 вид в пределах одного семейства. Птицы среднего размера с сильно сдвинутыми назад лапами, что практически лишает их способности передвигаться по земле. Зато хорошо плавают и ныряют. На лапах перепонок нет, но каждый из четырех пальцев снабжен отдельной упругой оторочкой, формируя удлиненную лопасть, хвостовые перья укорочены и практически не выделяются среди соседних контурных. Оперение мягкое, плотное, в брачный сезон принимает нарядную окраску. Обитатели умеренного пояса — перелётные птицы, тропические виды оседлы. Многие распространены всесветно, но в Южной Америке на высокогорных озёрах существуют эндемичные виды.

Гнёзда строят на воде в виде плавучего плотика, яиц в кладке от 3 до 10. Птенцы вылупляются через 3—4 недели зрячими и покрытыми пуховым пером. Сразу же способны плавать самостоятельно, но нередко в течение 1—3 недель держатся на спине родителей. Крупные питаются преимущественно рыбой, мелкие — насекомыми, моллюсками и ракообразными.

Отряд Буревестникообразные (Procellariiformes), или Трубконосые (Tubinares)

Различают 92 вида, объединяемых в четыре семейства; центральное из них — Буревестниковые (Procellariidae). Пример — средиземноморский буревестник (*Puffinus diomedea*, рис. 156, *4*). Морские птицы с длиной тела от 18 (тайфунник-бульверия *Bulweria*) до 90 см (странствующий альбатрос *Diomedea exulans*) и размахом крыльев соответственно от 30 см до 3,4 м. Рамфотека сложна по форме, подразделена на несколько пластинок и заканчивается мощным крючком. Отверстия ноздрей оформлены в виде трубок. В узких и длинных крыльях велика доля

предплечья, в нём до 40 коротких второстепенных маховых перьев. Трубконосые встречаются по всем океанам, включая приполярные области. Более крупные представители — альбатросы — пользуются исключительно планирующим полетом (динамическим парением; см. ранее с. 310), поэтому придерживаются районов, где постоянно дуют сильные ветры. На суше проводят только гнездовой период. Гнездятся на скалистых берегах и небольших островах, мелкие виды — в норах. Моногамы. Откладывают лишь одно яйцо (альбатросы — один раз в 2 года), насиживание у некоторых — более 2 месяцев. Кормятся мелкой рыбой, кальмарами и планктонными рачками.

Отряд Пингвинообразные (Sphenisciformes)

Включает одно семейство Пингвиновые (Spheniscidae) с 17 видами. Распространены в Южном полушарии по побережьям Антарктиды, Патагонии, Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, Южной Африки и некоторым океаническим островам. Лишь один вид (галапагосский пингвин *Spheniscus mendiculus*) встречается к северу от экватора — на Галапагосских островах. Для всех пингвинов характерно сохранение подвижности между туловищными позвонками, отсутствие пневматизации скелета, преобразование крыльев в ласты. Три передних пальца задней конечности соединены плавательной перепонкой, а I палец рудиментарен. Конфигурация сильно укороченной кости цевки выдаёт присутствие в её составе трёх плюсневых костей. Ноздри в рамфотеке почти или полностью закрыты. Кормятся исключительно в воде — зоопланктоном (крилем), моллюсками (кальмарами) и рыбой. Гнездятся на песчаных, галечных или скальных берегах, иногда — в неглубоких норах, устраивая примитивные гнёзда из травы и камней или инкубируя единственное яйцо на лапах (как, например, императорский пингвин *Aptenodytes forsteri*; при этом птицы стоят на льду, рис. 156, *5*). Насиживание длится 33—64 дня. По окончании сезона размножения многие виды совершают длительные миграции в океане к местам нагула.

Отряд Пеликанообразные (Pelecaniformes), или Веслоногие (Steganopodes)

Водные птицы, у которых плавательная перепонка объединяет все четыре пальца. Они кормятся исключительно рыбой, которую ловят как в пресной, так и в морской воде. Различают шесть семейств с 57 видами, весьма разнообразными по внешнему облику, способам охоты, гнездовому режиму. Развитие потомства осуществляется в основном по птенцовому типу с долгим периодом (до 10 недель у пеликанов) выкармливания выводка.

Выделяемые в особое семейство Phaetontidae и даже в подотряд Фаэтоны — средних размеров светло окрашенные птицы с небольшим и простым по форме клювом и длинным хвостом внешне напоминают чаек. Пикируют в море за кормом на глубину до метра, гнездятся в укрытиях одиночно или небольшими группами, птенцы вылупляются зрячими и в пуху.

Из представителей остальных семейств этого отряда наиболее архаичны Фрегаты (Fregatidae), чёрные птицы с длинными широкими крыльями, вильчатым

хвостом и несоразмерно длинным прямым клювом, имеющим на конце резко отогнутый вниз крючок. У самцов спереди на шее красный пузырь, раздуваемый при брачных демонстрациях. Прекрасные летуны, но плохо плавают (задние конечности очень малы), не ныряют, добывают корм в полёте, в том числе схватывая его с воды, с земли на побережьях, отнимают у других птиц (клептопаразитизм). Гнездятся рассеянными колониями на крупных кустах и скалах, выращивают за сезон только одного птенца.

Баклановые (Phalacrocoracidae) — высокоспециализированные подводные охотники, как правило, чёрные. Сильный клюв с крючком на конце позволяет им ловить относительно крупную рыбу. Гребут задними конечностями, используя жёсткий хвост в качестве руля глубины.

Олушевые (Sulidae) — несколько более крупные рыболовы с прямым клювом и особо обтекаемым телом. Пикируют с большой высоты и входят в воду на большой скорости, позволяющей им ещё преследовать добычу под водой с манёврами по сложной траектории до 10 м длиной.

Змеешейковые (Anhingidae, например, африканская змеешейка *Anhinga rufa*, рис. 156, *б*), обладающие тонким клювом и охотничьей повадкой, ближе к бакланам. Преследуют рыбу под водой в неглубоких пресноводных водоёмах и наносят колющий удар, нанизывая добычу на клюв. Перед проглатыванием рыбки ловко подбрасывает её вверх и ловит в воздухе. Птенец долго тренируется в гнезде, жонглируя короткой палочкой.

Пеликановые (Pelecanidae) — очень крупные птицы с огромными крыльями, широко использующие статическое парение (см. с. 310), которые, как правило, не ныряют, а лишь вытягивают вниз длинную шею, кувыркаясь на воде вверх хвостом. Пикирует за добычей только наименьший по размерам бурый пеликан (*Pelecanus occidentalis*). Особое орудие лова пеликанов — просторный горловой мешок. Такой клюв-сачок хватает добычу вместе с несколькими литрами воды, что понижает его чувствительность к промаху.

Отряд Аистообразные (Ciconiiformes)

В большинстве — крупные птицы, 110 видов которых объединяют в четыре семейства. Отличаются длинными ногами с рудиментарной плавательной перепонкой между основаниями пальцев. Клюв длинный, у большинства — прямой. Шея длинная, в полёте вытянута или S-образно сложена (у цапель). Моногамы, половой диморфизм не выражен. Птенцы развиваются по полувыводковому типу. Многие виды склонны к колониальному гнездованию на деревьях или на скалах, крупные представители широко используют статическое парение. Распространены всесветно, за исключением приполярных областей.

Ибисовые (семейство Threskiornithidae) — птицы средней величины (с массой тела от 0,5 до 2 кг), обладатели длинного, дугообразно изогнутого клюва. В основном потребители мелких беспозвоночных, главным образом в околоводных биотопах. В поисках добычи прощупывают клювом различные субстраты — рыхлые, вязкие и даже свободную воду (характерно для колпиц с челюстями в виде лопаток).

Представители семейства Аистовые (Ciconiidae) крупнее ибисовых, масса тела 1—9 кг. Соответственно они добывают более крупные кормовые объекты, среди которых доминируют позвоночные — рыба, амфибии, ящерицы, змеи и мелкие

зверьки, хотя важный компонент составляют и насекомые, особенно саранчёвые. Длинный и чаще всего прямой конический клюв превращён в манипулятор и гарпун для ловли рыбы или других проворных животных. Африканский аист-разиня (*Anastomus lamelligerus*, рис. 156, *7*) сходящимися под углом вершинами изогнутых челюстей ловко извлекает тела крупных пресноводных брюхоногих моллюсков, практически не повреждая раковину. Марабу (*Leptoptilos*), одни из наиболее крупных представителей отряда, частично уклонились от прямой конкуренции с другими охотниками на околоводную добычу, расширив свою кормовую нишу за счёт клептопаразитизма, а также потребления отбросов в населённых пунктах и падали.

У цапель (семейство Ardeidae) копьевидная обтекаемая голова и резко выбрасывающая её вперёд складная шея специализированы в нанесении гарпунных ударов. Это «оружие» достаточно эффективно для охоты на рыбу (реже — лягушек, насекомых) уже при малых размерах птицы, начиная от массы тела в 100 г (у малой выпи, или волчка, *Ixobrychus*). Ночной охотник, обыкновенная выпь (*Botaurus stellaris*, рис. 156, *8*), благодаря своей окраске и специфическим позам прекрасно маскируется днём в тростниковой крепи.

Прежде к аистообразным причисляли также китоглава (*Balaeniceps rex*), но недавно по результатам молекулярного анализа его сблизили с пеликанами. Своим огромным клювом в форме ботинка он ловит на мелководных африканских болотах многопёров и протоптеров, причём, как и пеликаны, схватывает их вместе с материалом окружающей среды, в данном случае — с охапкой зелени, в которой прячутся эти рыбы.

Отряд Фламингообразные (Phoenicopteriformes)

Крупные высокие птицы (четыре вида, масса тела до 4 кг), внешне напоминающие аистообразных. Однако у фламинго пальцы соединены полной плавательной перепонкой. Челюсти образуют весьма эффективный цедильный аппарат для сбора мелких водных животных и даже одноклеточных водорослей. Такой рацион способствует накоплению в организме каротиноидов, избытком которых обусловлена красноватая окраска оперения. Клюв резко загнут вниз на середине длины, что позволяет высоконогой птице горизонтально подносить его к воде (верхней челюстью вниз) и формирует неповторимый профиль головы. Большую часть поверхности клюва образует толстая нижняя челюсть, вмещающая обширную камеру насоса с рекордно крупным для птиц языком в роли поршня. Узкая верхняя челюсть глубоко входит в расщеп нижней, в широкой зоне взаимного контакта поверхности обеих покрыты мелкими плоскими роговыми шипиками, образующими фильтр.

Эти птицы населяют пресные и солёные водоёмы Европы (Камарг), Средней Азии, мелководья Каспия, озёра Африки и Мадагаскара, высокогорные (4 000 м над уровнем моря) водоёмы в боливийских Андах. Гнёзда строят из ила в виде высокой конической тумбы (40 см), на вершине которой в небольшом углублении откладывают единственное яйцо. Инкубация длится около месяца. Покрытые серым пухом птенцы через несколько дней собираются в «ясли», охраняемые взрослыми птицами.

Отряд Соколообразные (Falconiformes)

Одна из наиболее обширных (274 вида) и известных групп птиц — орлы, сокола, ястреба и т. п. Другое название группы — дневные хищники — они получили за свои адаптации к охоте, хотя многие из них специализированы в качестве падальщиков. Различают от 3 до 5 семейств, специфические черты которых наводят на мысль о возможном сборном характере отряда.

Эти охотники ловят и умерщвляют своих жертв при помощи крупных и чрезвычайно сильных лап с длинными острыми когтями, как, например, у скопы (*Pandion haliaetus*, рис. 156, *9*), выхватывающей ими из воды рыбу. При помощи острого крючковидного клюва они разделывают добычу, прижимая её лапами и отрывая небольшие фрагменты. Лесные охотники, как ястреба, обладают стремительным и маневренным полётом благодаря коротким широким крыльям и длинному хвосту. Но хищники открытых пространств, особенно более крупные, в том числе падальщики, отличаются более длинными широкими крыльями и коротким округлым хвостом; они способны подолгу парить в восходящих конвекционных потоках воздуха, высматривая добычу. Лапы у падальщиков слабые, но клюв с крючком и острыми лезвиями на его краях эффективно разрезает прочные ткани крупной добычи.

Чаще всего самки крупнее самцов. Гнёзда располагаются обычно в труднодоступных местах в виде плоских платформ из веток. Насиживание кладки начинается с первого яйца, и возраст последовательных птенцов различается на двое суток. Поэтому в случае недостатка корма старшие птенцы не встречают конкуренции со стороны младших, а просто съедают их. Выкармливание птенцов до вылета может занимать период до 4 месяцев. Тип развития — полувыводковый.

Главные семейства в составе отряда это Ястребиные (Accipitridae), Соколиные (Falconidae) и Американские грифы (Cathartidae), которых иногда выделяют в особый отряд. Представителя этого семейства андского кондора (*Vultur gryphus*) можно считать самой крупной современной летающей птицей — до 15 кг массой тела и до 320 см в размахе крыльев.

Отряд Курообразные (Galliformes)

Объединяет большое число видов (251), среди которых есть родоначальники одомашненных форм, популярные обитатели зоопарков и т. п. Куриные — в большинстве наземные виды, хотя многие из них и ночуют на деревьях. Питаются преимущественно растительным кормом — плодами и листьями. Не брезгают они также беспозвоночными, пресмыкающимися. Особенно важен животный корм для птенцов. Клюв короткий, лапы сильные, четырехпалые. Большинство ведёт оседлый образ жизни; исключение составляет обыкновенный перепел (*Coturnix coturnix*) — перелётная птица (преодолевает Чёрное море) и к тому же насекомоядная. Остальные курообразные летают хотя и быстро, но неохотно. Самцы обычно бывают крупнее самок, у многих полигамных видов они исключительно эффектно оперены и ярко окрашены (фазаны, павлин). Многие виды весьма плодовиты (до 12 — 15 яиц в кладке). Птенцы развиваются по выводковому типу.

Среди трех семейств особенно любопытны большеногие куры (Megapodiidae), у которых кладкой яиц занимается только самец, который согревает яйца при

помощи внешних источников тепла (песок на пляжах, вулканический пепел, но чаще всего — гниющая листва). Хотя данный способ размножения может показаться чрезвычайно примитивным, с предельно ограниченным уровнем заботы о потомстве (примерно, как у крокодилов), в нём есть основания видеть результат далеко зашедшей специализации. Этот способ позволяет достичь рекордной первичной плодовитости — до 50 яиц на одну курицу за сезон, правда, выживаемость птенцов, пользующихся абсолютной самостоятельностью, вероятно, относительно низка.

Представители другого относительно архаичного семейства Краксовые (Cracidae) обитают в тропической Америке, на север до Мексики. Это древесные птицы, они ловко лазают в кронах, по которым ловко прыгают и в которых чаще всего строят гнёзда.

Перечисленным относительно примитивным семействам противопоставляется семейство Фазановые (Phasianidae), которые гнездятся на земле и по большей части там же собирают корм. Семейство подразделяют на пять подсемейств. Это собственно Фазановые, затем Тетеревиные (Tetraoninae, например, обыкновенный рябчик *Tetrastes bonasia*, рис. 156, *10*), обитатели умеренной зоны Северного полушария, где глубокий снежный покров снова загнал лесные виды на деревья. Самостоятельные подсемейства образуют также африканские Цесарковые (Numidinae), обитающие в Америке Индейковые (Meleagrinae) и американские же Зубчатоклювые куропатки (Odontophorinae). В России тетеревиные (рябчик, тетерев *Lyrurus tetrix*, глухарь *Tetrao urogallus*) — традиционные объекты охоты.

Отряд Гусеобразные (Anseriformes)

Обширная группа птиц крупных и средних размеров, масса тела которых варьирует от 200 г (мелкие утки) до 13 кг (лебедь-шипун *Cygnus olor*, рис. 156, *11*). Оперение плотное, без аптерий. На задних конечностях четыре пальца, из которых три соединены плавательной перепонкой (за исключением паламедей). Шея длинная. По суше многие ходят неуклюже, но хорошо плавают и ныряют. Полёт быстрый, прямолинейный. Населяют самые разнообразные водоёмы, как пресные, так и морские мелководья, солёные озёра, эстуарии. Откладывают от 2 до 15 яиц. Тип развития выводковый. Во время линьки маховых перьев теряют способность к полёту. По данным внутренней морфологии и молекулярного анализа, гусеобразные близки к курообразным и их даже объединяют в надотрядный таксон Galloanseres. В их рационе, как и у курообразных, важное место занимают растительные корма (зелень), что, видимо, послужило причиной выбора именно этих птиц в качестве объектов одомашнивания. Кроме того, они потребляют разнообразные животные корма. Распространены всесветно, за исключением Антарктиды.

Различают два семейства: Паламедеи (Anhimidae; три вида) и Утиные (Anatidae; 147 видов). Паламедеи — эндемики Южной Америки, населяющие влажные местообитания. Это довольно крупные птицы, масса которых может превышать 4 кг. Кормятся сочной околоводной растительностью, собирают и беспозвоночных. Не плавают, не ныряют, заходят в воду вброд. Широко используют статическое парение, которое совершенно не встречается у представителей семейства Утиные. У всех утиных клюв снабжён цедильным аппаратом из тонких поперечно

ориентированных пластинок по краям; он вполне развит уже у австралийского полулапчатого гуся (*Anseranas semipalmata*), который считается наиболее примитивным представителем семейства. При отфильтровывании из воды взвешенных пищевых частиц через полость клюва прогоняются значительные объёмы воды — за счёт продольного перемещения крупного мясистого языка-поршня и встречных движений челюстей с высокой частотой, например у обыкновенной кряквы (*Anas platyrhynchos*) — до 18 Гц. У рыбоядных утиных крохалей (рода *Mergus*) пластинки заменены тонкими роговыми зубчиками, а у зеленоядных форм — гусей и казарок (родов *Anser*, *Branta* и др.) — близ угла рта приобретают вид лезвий.

Отряд Журавлеобразные (Gruiformes)

Одна из наиболее древних групп современных птиц, ископаемые остатки которой известны с эоцена (см. рис. 37). Объединяет примерно 190 видов, принадлежащих 11 семействам. При несомненном таксономическом единстве большая вариабельность в размерах тела, образе жизни, способности к полёту, выборе биотопов делают эту группу исключительно полиморфной. Этот полиморфизм свидетельствует о её реликтовом характере как остатке былого разнообразия. Действительно, из 11 семейств отряда немало монотипических, представленных одним-единственным видом, таковы пастушковые журавли (Aramidae), солнечные цапли (Eurypygidae), кагу (Rhinochetidae). Лишь одно семейство ныне богато видами — Пастушковые (133 вида). Мелкие виды часто плохо летают, а на островах обитают вообще утратившие способность к полёту, что сделало их крайне уязвимыми со стороны человека или интродуцированных зверей. Отряд распространён всесветно, вплоть до приполярных областей. Среди представителей островных фаун много эндемиков. Развитие птенцов за редкими исключениями осуществляется по выводковому типу. Помимо журавлиных (Gruidae), к этому отряду принадлежат такие известные группы, как Пастушковые (Rallidae) и Дрофиные (Otididae).

Собственно журавли — самые крупные представители отряда, массой от 2 до 12 кг при высоте стоящей птицы до 180 см. Среди них есть обитатели открытых пространств и лесные виды. Длинные ноги и шея позволяют им эффективно осматривать и облавливать приземный слой растительности, собирая беспозвоночных и мелких позвоночных вплоть до рыбы. Важную роль в их рационе, особенно зимой, играют и растительные корма, в основном извлекаемые из почвы клювом луковицы и клубни. Почти все виды приурочены к влажным биотопам, кроме венценосного журавля (*Balearica pavonina*, рис. 156, *12*) из африканской саванны. Журавли моногамны, гнездятся обособленными парами, в заботе о птенцах участвуют оба родителя. Спариванию предшествует пышная церемония с танцами и согласованным (антифональным) пением обоих партнёров. У журавлей совпадают гнездовой и кормовой биотопы, поэтому в период выращивания птенцов от них не требуется никаких перемещений. В первые дни родители кормят птенцов из клюва, затем те собирают корм сами. Из двух птенцов до самостоятельности, как правило, доживает лишь один.

Пастушковые (Rallidae) — самое многочисленное семейство в отряде, в нём 133 вида. Масса тела колеблется у них от 40 г до 3,2 кг (у большинства 100—500 г). Ведут скрытный образ жизни в плотной приземной растительности; обладатели сжатого с боков туловища, хорошо бегающие на четырехпалых лапах. Многие

кормятся в основном беспозвоночными, как коростель (*Crex crex*), водяной пастушок (*Rallus aquaticus*) щиплет и падаль, но существенная доля рациона может принадлежать растениям. В потреблении сочной водной растительности специализирована лысуха (*Fulica atra*), прекрасно плавающий и ныряющий обитатель заросших водоёмов. Длинные пальцы на лапах снабжены широкими кожными оторочками — симметрично, по паре на каждой фаланге. Белая рамфотека заходит на лоб, образуя роговой щиток, присущий многим пастушковым, включая широко распространённую по России камышницу (*Gallinula chloropus*). Крупное гнездо может располагаться на сыром грунте, в кладке — от 3 до 15 яиц. Птенцы развиваются по выводковому типу, но первые 5—7 дней родители их кормят.

В семействе Дрофиные (Otididae) до 25 видов, тем не менее оно считается реликтовым, многие виды крайне малочисленны. Дрофиные населяют открытые сухие биотопы, всеядны со склонностью к растительноядности, к увеличению размеров тела и ограниченному использованию полёта. У дроф крупные и сильные трёхпалые ноги. У многих — резкий половой диморфизм по окраске и по величине, иногда самец превосходит самку по массе в 7—8 раз, сообщают об экземплярах с рекордной для птиц массой тела — до 20 кг. Характерны сложные брачные демонстрации. Гнездо — это ямка со скудной выстилкой, кладка от 1 до 6 яиц, развитие по выводковому типу.

Отряд Ржанкообразные (Charadriiformes)

Крупное и сложно структурированное объединение птиц, включающее около 350 видов, три подотряда и до 18 семейств.

Подотряд Кулики (Charadrii, или Limicolae)

Обширная и всесветно распространённая группа (13 семейств, около 205 видов), объединяемая на основе общности строения черепа, мускулатуры задних конечностей, характера расположения первостепенных маховых перьев и т. д. Типичные обитатели литорали, прибрежных мелководий и отмелей, заболоченных участков, сырых лугов, обладатели быстрого и высокоманевренного полёта. Большинство в той или иной мере приспособлено к собиранию мелких беспозвоночных под поверхностью грунта путём его зондирования длинным чувствительным клювом. Обычно откладывают по 4 яйца конической формы. Птенцы развиваются по выводковому или полувыводковому типу.

Наиболее примитивными куликами считаются якановые (семейство Jacanidae; восемь видов). Эти некрупные и короткоклювые обитатели тропических заросших пресноводных водоёмов ловко бегают по плавающим листьям кувшинок благодаря своим неправдоподобно длинным пальцам и когтям. Собирают животный корм вплоть до мелких рыбок и лягушек, а также семена.

Цветных бекасов (семейство Rostratulidae, всего два вида) считают реликтовым. Широко распространённый в тропиках Старого Света, хотя и малочисленный вид *Rostratula bengalensis* особенно интересен инверсией половых ролей при размножении. Более крупная (почти вдвое) в сравнении с самцом и ярко окрашенная самка охраняет индивидуальный участок с несколькими самцами (полиандрия), которые потом насиживают её кладки (2—4, по 4—6 яиц в каждой) и водят птенцов.

Авдотковые (семейство Burhinidae, девять видов) — большеголовые и большеглазые птицы, собирающие в сумерках животные корма с поверхности грунта. Обитатели песчаных дюн, пляжей, связь с водой необязательна. Верхняя челюсть не гнётся, как у типичных куликов, а поворачивается вверх и вниз как целое. Этой чертой, как и трёхпалыми сильными ногами (утрачен I палец), авдотки напоминают дроф.

Одно из двух центральных семейств подотряда это Ржанковые (Charadriidae, приблизительно 67 видов), птицы от мелких до средних размеров (масса — 25—440 г), чрезвычайно широко распространённые. Широко известны чибисы (*Vanellus*), галстучники, зуйки (*Charadrius*). Собирают с поверхности субстрата относительно крупные объекты, которые обнаруживают визуально. Чаще всего это беспозвоночные, но встречаются в рационе и ягоды. Ржанковые большеглазы, короткоклювы, хорошо ходят и бегают по твёрдому грунту. Для выявления добычи постукивают лапкой, переворачивают камешки; новозеландский кривоклювый зуёк (*Anarhynchus frontalis*) легко вводит под камни свой плавно загнутый направо клюв.

К ржанковым близки крупные яркие кулики-сороки (семейство Haematopodidae), сильным прямым клювом вскрывающие раковины двустворчатых моллюсков, эндемики гор Центральной Азии серпоклювы (семейство Ibidorhynchidae), извлекающие изогнутым клювом беспозвоночных из-под камней на перекатах и пляжах горных потоков, и изящные длинноногие шилоклювковые (семейство Recurvirostridae), собирающие мелких беспозвоночных, иногда — семена.

Внешне наиболее типичные кулики принадлежат к семейству Бекасовые (Scolopacidae; 90 видов). Это птицы от мелких до средних размеров (масса от 20 г до 1,3 кг), чаще всего с длинными ногами, шеей и клювом (у самок некоторых кроншнепов, *Numenius* — до 21 см). Ищут корм на ощупь, в том числе ночью, зондируя мягкий грунт. Гибкость верхней челюсти позволяет схватывать нащупанную добычу концом клюва в глубине субстрата. Половой диморфизм редок. Резкая вариабельность самцового наряда у турухтана (*Philomachus pugnax*) обеспечивает индивидуальную опознаваемость участников присущего виду коллективного тока. Основной корм — беспозвоночные, но встречаются в рационе и мелкие рыбки, и ягоды, и даже семена. Птенцы развиваются по выводковому типу, кормятся самостоятельно, только вальдшнеп (*Scolopax rusticola*), извлекающий дождевых червей из лесной почвы, кормит птенцов из клюва. Известные представители семейства — бекасы (*Gallinago*, рис. 156, *13*), веретенники (*Limosa*), кроншнепы (*Numenius*), улиты (*Tringa*), песочники (*Calidris*). Бекасовые в большинстве моногамны, но некоторым мелким представителям семейства (например, плавунчикам *Phalaropus*) присущи полиандрия и инверсия половых ролей.

Подотряд Чайки (Lari)

Хорошо известная группа надводных обитателей (около 106 видов из четырех семейств). Прекрасные летуны, собирающие добычу с поверхности воды или ныряющие за ней с воздуха на небольшую глубину (крачки). Хорошо плавают, пальцы снабжены плавательной перепонкой. Питаются разнообразным кормом как собиратели беспозвоночных, активные хищники (прежде всего, рыболовы), падальщики и потребители пищевых отбросов. Гнездятся на песчаных отмелях,

сплавине, на скалах. Многие склонны к колониальному гнездованию. Птенцы развиваются по полувыводковому типу.

Поморники (Stercorariidae, семь видов, массой 0,4—2,1 кг) — относительно примитивное семейство в подотряде. Проигрывая в конкуренции с более продвинутыми чайками в качестве охотников, специализируются в потреблении «лёгкой» добычи — разорении чужих гнезд, нападении на птенцов или клептопаразитизме. Способность к размножению приобретают на 6—8-й год жизни.

Наиболее типичные представители подотряда относятся к семейству Чайковые (Laridae, более 50 видов, массой 0,1—2,0 кг), пример — серебристая чайка (*Larus argentatus*, рис. 156, *14*). Основной пищевой ресурс чайковых — это рыба, но они потребляют также беспозвоночных, некрупных наземных позвоночных, а также растительные корма, как ягоды и семена. Многие виды осваивают пищевые отбросы и другие корма антропогенного происхождения. В крепком и сильном клюве верхняя челюсть сохраняет лишь следы предковой стебельчатой конструкции. Нижняя челюсть специфична способностью с силой выгибать половинки наружу, увеличивая ширину зева практически вдвое. Почти все виды моногамны, гнездятся поодиночке или группами различной плотности, вплоть до формирования настоящих колоний. Птенцы развиваются по выводковому типу, но родители их долго кормят обычно не менее месяца. Половое созревание растянуто на 3 года, у крупных видов — на 5 лет.

Подотряд Чистики (Alcae)

Компактная группа (23 вида) обитателей северных морских побережий, лишь на западе Северной Америки продвинутых на юг до Калифорнии. Длина тела колеблется в пределах 16,5—48 см. Оперение плотное, обычно чёрно-белое. Полёт быстрый, прямолинейный. Перепончатые лапы сильно сдвинуты назад, отчего на суше часть этих птиц держится вертикально. Прекрасно плавают и ныряют при помощи крыльев (т. е. используют подводный «полёт») до глубины 30—40 м, оставаясь под водой до 40 с. Форма клюва варьирует от узкой конической до уплощенной с боков и высокой (как у обыкновенного тупика *Fratercula arctica*, рис. 156, *15*). Гнездятся на скальных карнизах, в полостях под камнями или в норах (в том числе вырытых самостоятельно). Питаются рыбой, ракообразными, моллюсками. Единственное яйцо насиживают 25—35 дней, птенцов выкармливают 20—45 дней. Зимуют на незамерзающей воде в открытом море, совершая небольшие миграции к югу.

Отряд Голубеобразные (Columbiformes)

В современной фауне представлен двумя подотрядами — Голуби (Columbae) и Рябки (Pterocletes; это кандидаты на выделение в отряд Pterocliformes).

В подотряде голубей более 310 видов. Масса тела от 30 г у воробьиной земляной горлицы (*Columbina passerina*) до 2,5 кг у новогвинейского венценосного голубя (*Goura cristata*). Ещё более крупные нелетающие голуби — дронты (три вида семейства Raphidae) — обитали на трёх Маскаренских островах, где они в XVII—XVIII вв. были истреблены человеком. Не осталось даже чучел. Самый крупный экземпляр имел массу 28 кг. Голубиные (семейство Columbidae) рас-

пространены почти всесветно, за исключением приполярных областей. Населяют леса, скалистые ущелья, иногда высокогорья. Гнездятся в кронах и дуплах деревьев, расщелинах скал и даже на земле. В силу сезонного характера используемых кормовых ресурсов (плодов растений) кормовые биотопы нередко удалены от гнездовых, что требовало от голубей высоких лётных качеств. Известны также их способности к навигации, включая относительно хорошее обоняние. Хорошо развит зоб, в котором птицы переносят запас корма (у большинства это семена и мелкие плоды). Кладка состоит из одного или двух яиц, птенцы вылупляются практически голыми и первое время выкармливаются «молочком» — выделениями зоба родителей. «Искусственный» корм накладывает серьёзный отпечаток на биологию размножения голубей. Ограниченность этого ресурса требует участия обоих родителей в выкармливании птенцов, чем обусловлены моногамия и отсутствие полового диморфизма окраски. Способ вскармливания не позволяет увеличить кладку, но существенно ослабляет зависимость птиц от смены сезонов, благодаря чему синантропные и тропические виды делают в году по 4—6 кладок (в умеренных широтах — 2—3).

Подотряд включает примерно 120 видов плодоядных голубей, обитающих в тропиках и субтропиках Старого Света. Они срывают и заглатывают плоды целиком, усваивают сочную мякоть (нередко тонкий слой) и отрыгивают крупные косточки, тем самым рассеивая семена. У зубчатоклювого голубя (*Didunculus strigirostris*), эндемика островов архипелага Западное Самоа, челюстной аппарат чрезвычайно усилен. Верхняя челюсть, в принципе сохраняющая исходно стебельчатую конструкцию, резко утолщена, а челюстные мышцы гипертрофированы и перекомпонованы, что позволяет этому голубю вскрывать оболочки семян, даёт доступ к эндосперму.

Рябки — птицы среднего размера с массой тела 150—550 г (16 видов). Лапы, шея и клюв короткие, хвост — с длинными средними рулевыми, например у белобрюхого рябка (*Pterocles alchata*, рис. 156, *16*). Стопы оперённые, с тремя или четырьмя пальцами. Длинные крылья имеют уникальный перехват в области кистевого сгиба. Обитают в засушливых степях, полупустынях и пустынях Европы, Азии и Африки. Держатся группами. Основной корм — семена и вегетативные части растений. Регулярно летают на водопой на расстояние до 100 км, а иногда совершают более отдалённые миграции, но в пределах гнездового ареала. Носят запас воды для птенцов не только в зобу, но и в характерном намокающем оперении груди и живота. Моногамны. Откладывают 2—4 яйца, которые насиживают около месяца. Птенцы рябков, в отличие от голубят, развиваются по выводковому типу, но в течение нескольких недель получают корм от родителей. Рябки — традиционная охотничья дичь, в наше время их численность неустойчива.

Отряд Попугаеобразные (Psittaciformes)

Объединяет свыше 350 видов птиц массой от 10 г (дятловые попугайчики *Micropsitta*) до 3 кг (какапо *Strigops habroptilus*) с характерными признаками, чётко отграничивающими попугаев от представителей других отрядов. Их массивное надклювье круто наклонено вниз и более подвижно относительно черепной коробки, чем у других птиц. Благодаря гипертрофии и необычно выгодному расположению челюстных мышц сила клюва достигает рекордных показателей. В этом

видят результат развития предпосылок, намеченных у зубчатоклювого голубя, что свидетельствует о существовании родственных связей попугаев с голубями. Язык короткий, мясистый, с усложнённой внутренней мускулатурой. Питаются попугаи растительным кормом — орехами, нектаром, мякотью и соками фруктов. У них развита недоступная большинству птиц способность к эффективной обработке корма в ротовой полости — легко вскрывают орехи и измельчают ядро. Крупные и относительно короткие лапы, на которых назад обращены I и IV пальцы, надёжно удерживают попугаев на ветви, что позволяет этим короткоклювым и короткошеим птицам тянуться вперёд при срывании плодов, свешиваясь с насеста без потери равновесия. Эти лапы попугаи используют для манипулирования с кормом, при лазании помогают им клювом. Возможно, манипулятивные способности попугаев стимулировали развитие их высшей нервной деятельности — сложного ситуационного поведения, хорошей памяти. Способны к воспроизведению человеческой печи, накапливая «лексикон» до 800 слов и фраз. В основном это обитатели тропических лесов, но в Австралии могут встречаться и в степных районах, а на Новой Зеландии — в высокогорьях. Моногамны, практически лишены полового диморфизма. Гнездятся преимущественно в дуплах, откладывая 1—8 яиц. Потомство развивается по птенцовому типу.

Попугаев группируют в семейства Лориевые (Loriidae), Какаду (Cacatuidae) и собственно Попугаевые (Psittacidae), к последнему относится африканский попугай жако (*Psittacus erithacus*, рис. 156, *17*). Сильно уклоняются несколько эндемиков Новой Зеландии — это 3 вида несторов (*Nestor*), а также какапо (или совиный попугай), который ведёт сумеречный и ночной образ жизни, проводя день в норе, и охраняет обширный индивидуальный участок, маркируя его громким низким уханьем (действительно, как сова).

Отряд Кукушкообразные (Cuculiformes)

Одна из архаичных групп птиц, преимущественно лазающих древесных. Около 160 видов, массой тела от 20 до 1 000 г. Обычен длинный хвост (у немногих наземных видов — также длинные ноги). Кукушкообразным доступна некоторая обработка корма в клюве. Развитие идёт по птенцовому типу. Различают 22 вида турако (семейство Musophagidae), эндемиков Африки и 136 видов кукушек (семейство Cuculidae), распространённых всесветно, за исключением приполярных областей.

Масса тела большого голубого турако (*Corythaeola cristata*) превышает 1 кг, масса остальных — 200—300 г. Растительноядные птицы, кормятся плодами, цветками, побегами и почками; расчленяя плоды зубчатыми кромками короткого клюва. В стопе IV палец может поворачиваться назад. Почти все ярко окрашены, для турако характерны специфические пигменты зелёного и красного цветов. Половой диморфизм не выражен. Держатся и гнездятся на деревьях. Развитие — по птенцовому типу.

Масса тела кукушковых варьирует от 17 г у малой бронзовой кукушки (*Chrysococcyx minutillus*) до 550 г у большой шпорцевой кукушки (*Centropus menbeki*). Кукушки хорошо летают, даже совершают сезонные перелёты. Их IV палец постоянно обращён назад, даже у бегающих по земле. Окраска покровительственная, за исключением некоторых тропических видов. В большинстве это не

имеющие узкой специализации собиратели равномерно распределённых малоподвижных объектов (насекомых и других беспозвоночных); реже — охотники на мелких позвоночных. Представители рода коэли (*Eudynamis*) чисто растительноядны. Известна способность кукушек обрабатывать корм (в частности, мохнатых гусениц) в клюве, тщательно разминая его плоскими основаниями челюстей. Знаменитая благодаря своему стремительному бегу относительно крупная длиннохвостая кукушка-подорожник (*Geococcyx californianus*, рис. 156, *18*) охотится на мелких позвоночных вплоть до гремучих змей. К гнездовому паразитизму склонны около 80 полигамных видов кукушек; моногамы выводят птенцов самостоятельно. Многие американские кукушки демонстрируют различные стадии, как бы моделирующие переход к этой системе размножения. Они включают полигамию, выкармливание птенцов при участии помощников, затем кооперативное гнездование, отказ от обязательного строительства собственного гнезда и использование гнезда другой особи своего вида, наконец, подбрасывание яиц в несколько гнёзд. После угасания собственных инстинктов строительства гнезда и заботы о кладке, установления настоящего гнездового паразитизма на других видах птиц понадобились такие адаптации к требованиям вида-хозяина, как уменьшение размеров и имитация окраски яйца, укорочение периода инкубации. Понадобилась и выработка некоторых новых поведенческих актов (выбрасывание кукушонком из гнезда яиц и птенцов хозяина).

Отряд Гоацинообразные (Opisthocomiformes)

Включает единственный вид гоацина (*Opisthocomus hoatzin*) из Центральной Америки и севера Южной Америки, которого прежде включали в отряд Курообразные под впечатлением его внешнего вида (в частности, маленькой головы) и чисто вегетарианской диеты — потребления листьев определённых растений (всего до 50 видов). Теперь же установлено, что он ближе к кукушкам. Его двухрядные зазубренные кромки клюва, толстый язык и высокий свод нёба позволяют измельчать листья. Гоацин при помощи симбиотических микроорганизмов переваривает листовой корм в ферментаторе — огромном, фактически трёхкамерном зобу (с. 319), сильно потеснившим киль грудины и летательную мускулатуру. Соответственно летает он неохотно. Птенцы способны при опасности выпрыгивать из построенного на высоких кустах гнезда и влезать обратно, используя два пальца крыла, подвижных и снабжённых когтями.

Отряд Совообразные (Strigiformes)

В отряде два семейства и свыше 200 видов птиц с массой тела от 42 г до 4,2 кг. Распространены всесветно, за исключением Антарктиды и нескольких окрестных островов. В основном, лесные птицы, но есть и обитатели степей (кроличья сова *Athene cunicularia* в Америке) и тундры (полярная сова *Nyctea scandiaca*, рис. 156, *19*). Тело компактное, крупные глаза со склеральными кольцами в виде удлинённых цилиндров обращены вперёд, что обеспечивает совам широкий (до 60°) сектор бинокулярного зрения, важного не только для поисков добычи, но и для полётов в лесу при дефиците света. Глаза закреплены в черепе жёстко и движутся вместе

с головой за счёт длинной шеи, способной изгибаться спиралью с поворотом в горизонтальной плоскости на 270°. Характерен образованный жесткими перьями лицевой диск, возможно, участвующий в восприятии звуков и помогающий при схватывании добычи вслепую в качестве органа осязания. Расположенные в его пределах широкие наружные слуховые отверстия окружены выполняющими рупорные функции оперёнными кожными складками, у некоторых сов они расположены асимметрично. Вместе со значительной шириной головы это усиливает возникающее из-за значительной ширины головы несовпадение получаемых каждым ухом сигналов (бинауральный эффект) и способствует пассивной локации добычи по издаваемому ею шороху с точностью до 1°. Клюв крепкий, крючковатый. IV палец стопы может поворачиваться вбок и даже назад, по-видимому, для более надёжного схватывания мелкой проворной добычи вслепую. Оперение специфически мягкое, позволяющее совам летать практически бесшумно. У большинства окраска пёстрая, серо-бурая, маскировочная. Активность, за редкими исключениями, ночная. Питаются живой добычей — насекомыми или разнообразными позвоночными животными. Некрупную добычу глотают целиком благодаря повышенной пропускной способности глотки, наступившей как побочный эффект особой ширины черепа сов. Воробьиный сычик (*Glaucidium passerinum*) и другие сычи осенью запасают трупы мышей и полёвок в дуплах. Совы — моногамы. Самки крупнее самцов, но в окраске полового диморфизма нет. Откладывают чаще всего 3—5 яиц, но в случаях избытка корма (вследствие массового размножения грызунов) — до 18. Развитие идёт по птенцовому типу с некоторыми признаками полувыводкового.

Семейство Сипуховые (Tytonidae; 15 видов) считают более древней ветвью отряда. Это обладатели относительно более длинного, но слабого клюва, в основном охотники на мелких грызунов, в частности, в антропогенном ландшафте. Особенности IV пальца стопы почти не выражены, лицевой диск из перьев своеобразно вытянут. Настоящие совы (семейство Strigidae) — более специализированные охотники. У них шире череп, относительно короче и крепче клюв. Сплюшка (*Otus scops*) и другие совки, мелкие и длиннокрылые — воздушные охотники на крупных насекомых и летучих мышей. Длиннохвостые и относительно короткокрылые сычи (домовый *Athene noctua*, мохноногий *Aegolius funereus*), ястребиная сова (*Surnia ulula*) преследуют добычу, в том числе из засады, часто — в светлое время (полярным днём). Самые крупные — обыкновенный филин (*Bubo bubo*) и рыбный филин (*Ketupa blakistoni*). Первый, весьма пластичный и универсальный охотник, добывает и зайцев, и глухарей, наконец, ежей. Второй потребляет дальневосточных проходных лососёвых рыб, но в воду не погружается.

Отряд Козодоеобразные (Caprimulgiformes)

Известно 120 видов в пяти семействах. Преимущественно лесные тропические птицы мелких и средних размеров (массой от 50 до 700 г), относительно длиннокрылые и длиннохвостые, с мягким оперением. Крупная голова, короткий клюв, у многих фактически представленный узкой окантовкой широкого рта, часто окружённого длинными щетинками. Лапы короткие, у относительно примитивных видов — с отводящимся IV пальцем. Окраска тёмная, чрезвычайно пёстрая, покровительственная. Моногамны, половой диморфизм редок. Активны

в сумерках и ночью, большинство — охотники на насекомых, преимущественно на лету. Только обитающий на севере Южной Америки крупный козодой гуахаро (*Steatornis caripensis*), выделенный в семейство жиряков, специализирован в питании плодами нескольких растений, в основном масличной пальмы. Гнездится массовыми колониями в пещерах, где эти птицы находят дорогу путём эхолокации, и выкармливают до четырех птенцов в гнёздах в виде карнизов, слепленных из погадок (отрыгнутых семян) и помёта. Остальные козодои откладывают яйца без гнезда — на землю, в ямки на поверхности пней, ветвей деревьев. Совиные козодои (семейство Aegothelidae, пять видов) используют для этого дупла и норы. У всех полувыводковый тип развития. Лягушкороты (семейство Podargidae) и исполинские козодои (семейство Nyctibiidae) днём неподвижно замирают на деревьях в вытянутой позе.

В семействе Caprimulgidae (всего 90 видов, например, обыкновенный козодой *Caprimulgus europaeus*, рис. 156, *20*) лапы птиц слабы, они кормятся только в полёте, на деревьях ложатся вдоль ветвей. В ненастье способны к гетеротермии. У американского перелётного белогорлого козодоя (*Phalaenoptilus nuttallii*) часть популяции зимует на месте, впадая в «спячку» на срок до 85 дней, температура тела понижается при этом с 41 до 18 °C.

Отряд Стрижеобразные (Apodiformes)

Стрижам и колибри, которых объединяют в этот отряд, присуще сходное устройство крыла. В нём необычно велика доля площади, образованная первостепенными маховыми перьями, что эффективно облегчает крыло. Ещё одна общая особенность — способность птенцов и взрослых птиц к гетеротермии (на период до 12 дней).

Стрижи (подотряд Apodi, два семейства) — прекрасные летуны, обладатели длинных сероповидных крыльев, проводящие в воздухе большую часть жизни, включая спаривание. Пример — обыкновенный стриж (*Apus apus*, рис. 156, *21*). Задние конечности относительно очень малы, что существенно облегчает корпус. Лапы у большинства стрижей имеют четыре направленных вперёд очень коротких, но крепких пальца, позволяющих птицам подвешиваться к вертикальным опорам (например, к внутренним стенкам дупла) и подниматься по ним. Клюв чрезвычайно короток, но широк, приспособлен для захвата насекомых в полёте, включая массовый сбор мелочи (как мошки, тля) путём траления воздуха обширным раскрытым ртом. Обильная слюна помогает формировать пищевые комки, к тому же она твердеет на воздухе и используется птицами для склеивания гнездового материала. Гнёзда могут прикрепляться к ветвям деревьев, к пальмовым листьям; нередко они очень малы, и самка приклеивает яйца к лотку, а сама вцепляется в него при насиживании когтями, чтобы не упасть. Гнездо может быть изготовлено из одной лишь слюны («ласточкины гнёзда» стрижей-саланган *Collocalia*, известный в Юго-Восточной Азии деликатес). Многие виды гнездятся в укрытиях — в щелях, под крышами, в дуплах и пещерах. Пещерные виды способны к эхолокации. Откладывают 1—4 яйца, которые насиживают около 3 недель. Птенцы вылупляются голыми и слепыми, их развитие может растягиваться почти на 2 месяца, особенно при неблагоприятных температурных условиях и перебоях в добыче корма родителями. Стрижи моногамны, скромно окрашены, не имеют

полового диморфизма. Все 95 видов приурочены к умеренным и тропическим областям всех материков, за исключением Антарктиды.

Колибри (подотряд Trochili, 328 видов) распространены в Западном полушарии от севера Канады (60° с. ш.) до Патагонии, включая высокогорья (до 5 000 м). Наиболее многочисленны они в амазонской сельве. Питаются мелкими насекомыми, нектаром и цветочной пыльцой, зависая в воздухе в трепещущем полёте с частотой до 78 взмахов в секунду. Подъёмная сила крыльев используется в вертолётном режиме — создаёт вертикальную тягу путём пропеллирования при движении крыльев в обоих направлениях. Оно здесь достигается поворотом около продольной оси не только кисти, а всего крыла в целом. Трепещущий полёт колибри очень быстр — до 100 км/ч. Естественно, он невероятно энергоёмок. Неслучайно у этих птиц относительно очень велико сердце, занимающее буквально половину полости тела, и высок пульс — до 1 200/с. При такой мощности необходимая во избежание перегрева теплоотдача ускорена благодаря предельно малым размерам особей. Масса тела варьирует от 1,6 г у кубинской колибри-пчёлки (*Mellisuga helenae*) до 20 г у исполинского колибри *Patagona gigas*. Но ночью этим птицам угрожает нехватка ресурсов, в связи с чем метаболизм замедляется, температура тела понижается с 40—43° до 35—38°. Но существует и экономный режим полёта. В частности, у рубиновогорлого колибри (*Archilochus colubris*) массой 3 г, хватает ресурсов пересечь на пролёте Мексиканский залив (не менее 900 км со скоростью 40—45 км/ч). Окраска самцов яркая, сверкающая, часто с эффектным орнаментом. Самка строит гнездо, высиживает и выкармливает птенцов. В кладке 1—2 яйца, развитие идёт по птенцовому типу.

Отряд Птицы-мыши (Coliiformes)

Отряд включает лишь шесть видов, эндемичных для африканских саванн. Мелкие птицы (масса тела до 65 г) с длинным узким хвостом (до 25 см при длине тела около 10 см). Окраска тусклая серо-бурая, за исключением светлых пятен на голове у некоторых видов. Лапы короткие, все четыре пальца эти птицы могут обратить вперёд и подвешиваются на этих лапах — вертикально или вниз спиной, — держа голову на уровне пальцев и обрабатывая корм коротким сильным клювом. Питаются в основном растительными кормами (фруктами, молодыми побегами) и насекомыми. Откладывают 2—4 яйца, которые насиживают оба родителя.

Отряд Трогонообразные (Trogoniformes)

Это 39 видов птиц среднего размера (массой 60—200 г), населяющих тропические леса Центральной и Южной Америки, Африки и Азии. Оседлы, держатся поодиночке. Ноги у этих птиц слабые, в стопе два пальца обращены назад, но не I и IV пальцы, как у дятлов и попугаев, а I и II. Короткий и широкий, слегка загнутый клюв имеет зазубренные кромки. В джунглях Южной Америки питаются исключительно плодами, срывая их с подлёта, соответствие ротового аппарата такому способу кормодобывания позволяет считать его исходным для трогонов. У азиатских видов при таких же повадках растительный корм частично заменён насекомыми, по-видимому, из-за дефицита подходящих плодов в изменённых тропических лесах. У африканских трогонов этот процесс завершился, они

полностью плотоядны. Трогоны моногамны, гнездятся в дуплах деревьев, иногда в термитниках. Развитие — по птенцовому типу. Насиживает только самка, но кормят птенцов оба родителя, отрыгивая им в клюв корм из желудка. В первую неделю даже фруктоядные виды выкармливают птенцов насекомыми.

Отряд Ракшеобразные (Coraciiformes)

Отряд подразделён на восемь семейств и включает около 270 видов. Масса тела варьирует от 5 г (у тоди) до 4,5 кг (у крупных птиц-носорогов, например двурогого калао *Buceros bicornis*) и даже 6 кг (африканский рогатый ворон *Bucorvus leadbeateri*). В основном это древесные тропические птицы, лишь немногие перешли к жизни в открытых пространствах. Исходная кормовая повадка — охота на крупных летающих насекомых путём вылетов с присады, как у восточного широкорота (*Eurystomus orientalis*). Строение черепа обеспечивает быстрое захлопывание клюва и сопротивление удару при встрече с добычей, обеспечена также защита глаза. Основным приёмом для большинства членов отряда стало схватывание с лёта различных неподвижных и прикреплённых объектов. Но строение задних конечностей упрощено, поскольку лазание в кроне не используется; у многих основания двух передних пальцев сращены. Окраска весьма разнообразна. Гнездятся в дуплах или норках, вырытых самостоятельно в почве. Птенцовый тип развития. Ракшеобразных считают самой древней и не специализированной ветвью лесных неогнатных птиц. Обнаружены их родственные связи с кукушкообразными, совообразными, козодоеобразными, стрижеобразными, птицами-мышами, трогонообразными, дятлообразными. От воробьинообразных они удалены сильнее.

Самое крупное семейство отряда — Зимородковые (Alcedinidae, около 90 видов, массой от 5 до 400 г), обладатели коротких ног и крупной головы с длинным мощным клювом. В большинстве это рыболовы, бросающиеся за добычей в воду. Для выведения птенцов роют норы в береговых обрывах. Самый крупный зимородок, не связанный с водой и относительно примитивный, кукабарра (*Dacelo novaeguineae*) живёт в Австралии.

Щурковые (семейство Meropidae, 22 вида, масса тела 13—90 г) — прекрасно летающие птицы открытых пространств с длинным хвостом и вытянутым тонким клювом, преследующие пчёл и других крупных насекомых. В России широко распространена золотистая щурка (*Merops apiaster*), гнездящаяся массовыми колониями и способная наносить вред пасекам. Упомянутый выше широкорот, а также сизоворонки (в том числе обыкновенная сизоворонка *Coracias garrulus*) объединены в семейство Ракшевые (Coraciidae, 12 видов, массой 90—200 г).

Птицы-носороги (семейство Bucerotidae) — это примерно 54 вида с массой тела от 100 г у африканских токо (*Tockus*) до 6 кг у некоторых самцов кафрского рогатого ворона. Наиболее типичные птицы-носороги в Юго-Восточной Азии срывают и проглатывают целиком крупные косточковые плоды, а после переваривания сочной мякоти отрыгивают косточку, тем самым распространяя семена кормового дерева. Судьба проростка прямо зависит от величины запаса эндосперма в семени. Отсюда — тенденция увеличения размеров как плодов, так и их потребителей, прежде всего, клюва этих птиц. Наросты на надклювье — это только украшение, притом подверженное половому диморфизму. Только у шле-

моклювого калао (*Rhinoplax vigil*) монолитный и тяжёлый нарост может влиять на функциональные свойства клюва. Гнездятся птицы-носороги в дуплах деревьев. С самого начала откладки яиц и до вылета птенцов самец замуровывает самку в дупле засыхающей грязевой смесью и кормит через маленькое отверстие. Аридизация климата, затронувшая Азию, но ещё сильнее Африку, обусловила деградацию богатых плодами лесов — материнской ниши птиц-носорогов. Многие виды вернулись к плотоядности, особенно полно — упомянутый выше рогатый ворон. Конечное звено этой цепи преобразований, видимо, представлено мелким насекомоядным удодом (*Upupa epops*, рис. 156, *22*).

Отряд Дятлообразные (Piciformes)

В отряде около 358 видов из четырех семейств массой тела от 6 г у мелких дятелков (*Picumnus*) до 320 г у некоторых туканов (*Ramphastos*) и крупных дятлов. Представители разных семейств совершенно не похожи друг на друга — это Собственно дятлы (Picidae), Тукановые (Ramphastidae), Медоуказчики (Indicatoridae) и Бородатковые (Capitonidae). Пуховок (Bucconidae, 34 вида) и якамар (Galbulidae, 17 видов), прежде числившихся в этом отряде, ныне предпочитают относить к ракшеобразным. Общие морфологические особенности дятлообразных — обращённый назад IV палец стопы и отсутствие пухового оперения в любом возрасте. Населяют леса и лесостепи, но в полностью безлесных ландшафтах встречаются единичные виды. Большинство плотоядны, потребляют даже мелких позвоночных, используя калорийные корма в качестве дополнения, но есть фруктоядные группы; медоуказчики способны потреблять воск пчелиных сот. Распространены очень широко, но полностью отсутствуют в Австралийском регионе. В лесах умеренных и высоких широт присутствуют только виды семейства Дятловые. Моногамны. Гнездятся в дуплах или норах, откладывая без подстилки 2—10 яиц. Птенцы выклёвываются голыми и слепыми.

Исходными для отряда считают бородатковых (семейство Capitonidae; 83 вида, массой до 100 г), обитателей тропической зоны Южной Америки, Африки и Азии. Это птицы плотного сложения с очень крупной головой и сильным прямым, слегка вздутым клювом, с помощью которого они расчленяют плоды. Ноздри защищены щетинками, которые нередко длиннее клюва (образуют подобие бороды). Кормятся фруктами и беспозвоночными, которых ищут на земле и на мёртвых стволах под отставшей корой. В полусгнившей древесине выщипывают для себя гнездовые укрытия.

Семейство Тукановые (Ramphastidae) включает 40 видов птиц массой 100—320 г, обитатели Центральной Америки и тропической зоны Южной Америки; они близкородственны американским бородатковым (особенно тукановым бородаткам *Semnornis*). Высокоспециализированы в потреблении сочных плодов с крупным семенем и в этом аналогичны птицам-носорогам. Но потребляют и животных, даже мелких позвоночных. Крупный и разнообразно окрашенный клюв служит визуальным маркёром. Гнездятся в дуплах дятлов.

Семейство Дятловые (Picidae) включает до 220 видов с массой тела от 6 до 320 г (у чёрного дятла, желны *Dryocopos martius*). Дятлы превосходят других птиц по уровню адаптации к потреблению насекомых, скрытно живущих в тканях деревьев. Они достигли высокой эффективности долбления этих тканей, которая

обеспечена прочностью направленного точно вперёд клюва, его прямой формой, толстой рамфотекой с коротким и острым вертикальным лезвием на вершине, а также способом прикрепления клюва к черепу, обеспечивающим дозированную амортизацию ударов (одновременно эффективных и безопасных). Терпимость мозга к толчкам не составляет большой тайны: благодаря его небольшой массе и малому диаметру в направлении оси клюва давление близ передней поверхности мозга в момент удара не может достичь опасной величины. Кстати, мозг дятлов несколько расплющен в поперечном направлении, по-видимому, неслучайно, так как благодаря этому укорочен его продольный диаметр. Исходным кормовым объектом, а для многих и основным считаются муравьи, которых эти птицы собирают при помощи длинного, тонкого и гибкого языка. Необычно длинные рожки подъязычного аппарата огибают мозговую капсулу под кожей. Освоены дятлами и некоторые растительные корма. Большой пёстрый дятел (*Dendrocopos major*, рис. 156, *23*) добывает из шишек осенью и зимой семена хвойных. Североамериканский желудёвый дятел (*Melanerpes formicivorus*) запасает на зиму жёлуди (до 50 000 шт.), закрепляя их на стволе в специально выдолбленных ячейках. Характерен способ передвижения дятлов по стволам деревьев. Они подвешиваются, цепляясь острыми когтями, к вертикальной поверхности, а третьей точкой опоры им служит хвост, перья которого остры и прочны. Дятлы в основном моногамы, живут одиночно, строго охраняя кормовой участок, гнездятся в дуплах собственного изготовления.

Из 17 видов медоуказчиковых (семейство Indicatoridae) большинство населяет тропическую Африку. Небольшие тускло окрашенные птицы с коротким крепким клювом. Ловят на лету и собирают насекомых, кормятся плодами. Специализированы в поисках гнёзд ос и пчёл, поедают личинок и даже соты из воска, который переваривают с помощью симбионтов.

Отряд Воробьинообразные (Passeriformes)

Самый крупный отряд птиц, объединяющий свыше 5 700 видов, т. е. 66 % общего числа видов птиц. В большинстве это птицы древесных крон, хотя жаворонковые (Alaudidae) — обитатели открытых ландшафтов, ласточковые Hirundinidae) используют исключительно воздушное пространство, оляпка (*Cinclus cinclus*) ныряет в ручьях. Существенно, что воробьинообразные — в основном мелкие птицы, начиная от 4,5 г (корольки *Regulus*) и до 1,6 кг (у лирохвоста *Menura*, у ворона *Corvus corax*). Очевидно, миниатюризация способствовала достигнутому отрядом эволюционному успеху. Она облегчила тонкое разделение экологических ниш, поиски укрытий и пищевых ресурсов, умерила потребность каждой особи в корме, позволив выкармливать многочисленное потомство, ускорила индивидуальный рост и смену поколений. Наконец, малые размеры этих птиц способствуют эффективной теплоотдаче, поскольку, как известно, у мелких тел выше величина поверхности относительно объёма (и массы). Скорость теплоотдачи актуальна для воробьинообразных, поскольку им присущ более высокий базальный метаболизм (примерно вдвое), а следовательно, и располагаемая мощность, чем остальным птицам. Повышенная мощность позволяет воробьинообразным птицам использовать для перемещения в кронах трепещущий полёт, т. е. энергоёмкий режим вертолёта. При КПД мускулатуры около 25 % три четверти затраченной энергии неизбежно обращаются в теплоту, создавая угрозу перегрева.

Другая особенность локомоторной системы, связанная с перемещением в кроне, касается задних конечностей. При прыжках с ветки на ветку воробьинообразные птицы всегда фиксируют тело на опоре обеими лапами. Такими же прыжками они чаще всего перемещаются по земле, например воробьи (*Passer*). Семенящий бег белой трясогузки (*Motacilla alba*) есть вторичное и весьма редкое явление. Лапка выглядит, как у примитивных древесных птиц: I палец расположен на одном уровне с передними. Нижняя гортань у большинства хорошо развита (певчие птицы). В большинстве — моногамы, дающие 1—3 выводка в год. Индивидуальное развитие по птенцовому типу. Некоторые открыто гнездящиеся виды сооружают чрезвычайно сложные постройки. Питание разнообразно. Распространены всесветно, за исключением Антарктиды и некоторых океанических островов.

Различают два подотряда воробьинообразных — Кричащие (Clamatores) и Певчие (Oscines). Кричащие кажутся более разнородными и примитивными, чем певчие, отличаясь от них по количеству мышц нижней гортани (1—2 пары против 5—7 пар), ряду особенностей строения внутреннего уха и т. п. Почти все они (10 семейств, 1 130 видов) сосредоточены в Америке, остальные же (3 семейства, около 50 видов) обитают почти исключительно в Восточном полушарии. Кричащие обнаруживают разнообразные морфофункциональные адаптации, параллельные таковым певчих. Представители американского семейства Древолазовые (Dendrocolaptidae, 55 видов), подобно некоторым певчим птицам, адаптированы к осмотру коры и даже к долблению. Печниковые (Furnariidae, 220 видов), заселяющие в Южной Америке, — помимо лесов, открытые пространства (вплоть до пустынь) и высокогорья; экологически замещают мелких дроздовых, славковых, трясогузковых, синиц, жаворонков и т. п. Получили своё название за сооружаемые частью представителей несоразмерно крупные глиняные гнёзда. Морфоэкологические аналогии певчим есть также среди муравьеловковых птиц (Formicariidae, 242 вида); несколько родов тесно связаны с колоннами бродячих муравьёв, правда, кормятся не муравьями, а вспугнутыми ими насекомыми и мелкими позвоночными, образуя над такой колонной иерархически организованное сообщество из нескольких видов. Тиранны, или тиранновые мухоловки (обширное семейство Tyrannidae), выглядят менее разнообразными, чем муравьеловковые, но не менее разнородны экологически. В Старом Свете заслуживают упоминания близко родственные семейства Рогоклювы (Eurylaimidae, 18 видов) и Питтовые (Pittidae, 29 видов). Первые — коренастые большеголовые и большеглазые птицы из Юго-Восточной Азии, тропической Африки и с Мадагаскара, обладатели короткого сплющенного сверху вниз клюва и чрезвычайно широкого разреза рта. Питаются находимыми в кронах беспозвоночными, некоторые — плодами. Питты, большеголовые ярко окрашенные птицы с крепким прямым клювом и довольно длинными сильными ногами, кажутся кургузыми. Собирают мелкую животную добычу на захламлённом грунте тропических лесов. Обитают в Восточной Азии, от Кореи и Японии до Австралии, а также в Африке.

Певчих воробьиных (примерно 4 570 видов) группируют по-разному, различая среди них от 30 до 70 семейств. Жаворонковые (семейство Alaudidae, 87 видов) считаются архаичными, широко распространены в открытых ландшафтах от полярных тундр до горных пустынь. Отличные летуны, по земле передвигаются семенящим бегом. В рационе беспозвоночные и растительные корма в различных соотношениях; у более зерноядных клюв сильнее, позволяет им раздавливать семена.

Ласточковые (семейство Hirundinidae, 83 вида) распространены всесветно, подобно жаворонковым, несколько обособлены. Их адаптации к ловле летающих насекомых параллельны таковым стрижей, но выражены слабее (ласточки способны взлетать с земли, насекомых ловят по одному, поскольку их полёт более маневрен).

Трясогузковые (семейство Motacillidae, 68 видов) — коньки и трясогузки — всесветно распространённые жители открытых местообитаний, а в лесах — полян и опушек. По земле передвигаются семенящим бегом. Корм (пауков, насекомых) собирают с земли и ловят в воздухе.

К семейству Сорокопутовые (Laniidae, 83 вида) относятся птицы до величины дрозда, эффективные хищники — большеголовые, с сильным и прочным клювом, надклювье — с парой зубцов по бокам от вершины. Насаживают добычу (крупных насекомых и мелких позвоночных) про запас на шипы растений.

Почти все Крапивниковые (семейство Troglodytidae, 78 видов) — чрезвычайно мелкие птицы, обитатели нижнего яруса в сырых захламлённых лесах, а также скальных и пустынных ландшафтов. На материке Евразии распространён обыкновенный крапивник (*T. troglodytes*), все остальные — в Новом Свете. Среди них домовый крапивник (*T. aedon*) признан рекордсменом экологической пластичности. Корм крапивников — мелкие беспозвоночные, изредка — ягоды и семена. Выделяют пять более крупных видов — оляпки (*Cinclus*), подобно типичным крапивникам, они строят крупные шаровидные гнёзда с боковым входом, а кормятся беспозвоночными, собираемыми на дне небольших потоков. Удерживаясь когтями за дно, птицы пригибаются головой против течения, которое прижимает их ко дну. Плавают под водой, взмахивая полусложенными крыльями.

Дроздовые (Turdidae) — одно из самых процветающих семейств подотряда (330 видов). В Евразии к ним относятся многие фоновые виды, в том числе синантропные. Кормятся в основном на земле, но некоторые также хватают добычу с подлёта. В рационе — широкий круг беспозвоночных и ягоды.

Среди представителей семейства настоящие дрозды (*Turdus*), соловьи (*Luscinia*), зарянки (*Erithacus*), горихвостки (*Phoenicurus*), кормящиеся на манер мухоловок — обитатели открытых, в том числе скальных, биотопов (чеканы *Saxicola*, каменки *Oenanthe*).

Тимелиевые (Timaliidae, 256 видов) — в большинстве древесно-кустарниковые птицы, они прекрасно лазают в нижнем и среднем ярусе густой растительности. Держатся скрытно, весьма голосисты. Всеядны, потребляют беспозвоночных, семена и ягоды. Птицы могут эффективно разминать добычу, перекатывая ее концами крепких челюстей с небольшим крючком на конце надклювья. Распространены почти исключительно в Старом Свете.

Славковые (Sylviidae, 380 видов), подобно тимелиевым, обитают лишь в Восточном полушарии, где распространены чрезвычайно широко. Это лёгкие, очень подвижные птицы с тонким клювом и цепкими ногами, отлично лазающие по тонким стеблям, в гуще которых успешно прячутся. Экологические группы славковых — это древесно-кустарниковые птицы (собственно славки, в частности, рода *Sylvia*), обитатели тростниковых зарослей (камышёвки *Acrocephalus*) и травянистой растительности (сверчки *Locustella*). Они собирают мелких насекомых и пауков, осматривая различные субстраты, от ветвей деревьев и кустов и до стеблей трав, наконец, ловят насекомых в воздухе. Дополнительным кормом могут служить ягоды. Гнёзда разнообразной формы располагают в развилках ветвей, на земле,

подвешивают к вертикальным стеблям. У славок-портних (*Orthotomus*, *Cisticola*) самец сшивает волокнами карман для гнезда из живых листьев, прокалывает их по краю клювом.

Представители семейства Мухоловковые (Muscicapidae, 110 видов) живут только в Евразии и Африке. У них широкий, сплющенный по вертикали клюв, основание которого обрамлено щетинками, крупные глаза. Большие крылья, довольно слабые ноги. Преследуют летающих насекомых в коротких бросках с наблюдательного пункта среди деревьев. Склонны к защищённому гнездованию — от маскировки гнезда, пристроенного к стволу дерева, вплоть до использования полноценных дупел, как делает это мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*).

Представители семейства Монарховые (Monarchidae, 135 видов) сходны с настоящими мухоловками, но охотятся в более плотном лесу; клюв и лапы у них сильнее, обычен половой диморфизм с украшающими перьями. Им доступны сравнительно крупные насекомые, часть добычи собирают с субстратов. Гнёздятся открыто. Наиболее разнообразны в Австрало-Тихоокеанском регионе, распространены в тропиках Азии и Африки.

Семейство Синицевые (Paridae, 60 видов) объединяет некрупных птиц характерного облика с коротким и тонким, но сильным клювом, сильными ногами. Хорошая способность к накоплению индивидуального опыта способствует высокой экологической пластичности, помогает им эффективно разыскивать корм (в том числе зимой). Широко распространены в Евразии, Африке и Северной Америке. Половой диморфизм очень слаб. Оседлые и кочующие, гнездятся в хороших укрытиях, зимнюю смертность компенсируют высокой плодовитостью.

Поползневые (семейство Sittidae, 26 видов) распространёны на всех континентах, кроме Южной Америки. Собственно поползни (*Sitta*) — мелкие компактно сложенные птицы с крупной головой, довольно длинным прямым клювом, позволяющим эффективно долбить, очень коротким хвостом. Ловко передвигаются в поисках корма по вертикальным поверхностям, удерживаясь на них сильными цепкими лапами (без опоры на хвост). Помимо насекомых, потребляют мелкие плоды, успешно раздалбливают орехи. Скальные виды лепят гнездовое укрытие из глины или дополняют ею готовые ниши, лесные используют готовые дупла, но контролируют его диаметр, облицовывая глиной леток. Оседлы; половой диморфизм очень слаб.

Овсянковые (семейство Emberizidae, 165 видов) относятся к зерноядным, конусоклювым певчим птицам, ротовой аппарат которых ускоряет усвоение семян, поскольку специализирован в лущении и измельчении эндосперма. Овсянки потребляют в основном семена травянистых растений. Распространены на всех континентах, кроме Австралии. Гнездятся на земле или низко над землёй.

В Америке обитают также близкие к овсянкам Кардиналовые (Cardinalidae, 40 видов). Представители семейства Трупиаловые (Icteridae, 98 видов), так называемые касики, широко распространены в Новом Свете. Это птицы мелких и средних размеров (до величины вороны), многие из них — фоновые виды. Населяют древесно-кустарниковые местообитания, болота и высокотравные луга. По земле ходят, а не прыгают. Широко всеядны. Для обработки различных субстратов, вплоть до подгнившей древесины, вонзают в него свой острый, клиновидный и почти прямой клюв и затем с силой раздвигают челюсти. Распространён половой диморфизм в окраске и размерах. Помимо моногамных и одиночно гнездящихся видов, много колониальных с самыми разными системами отношения полов. Не-

сколькимъ видам присущ гнездовой паразитизм (например, бурой воловьей птице *Molothrus ater*), причём настолько интенсивный, что может быть фатальным для вида-хозяина.

Вьюрковые птицы (семейство Fringillidae, 134 вида) широко представлены на Евразийском континенте, слабее — в Африке и Новом Свете, отсутствуют в Австралии. Взрезают оболочку и шелушат семена на одной стороне клюва. Птенцов выкармливают преимущественно насекомыми, но некоторые, как обыкновенная зеленушка *Chloris chloris* и дубонос *Coccothraustes coccothraustes*, — целиком эндоспермом семян. То же касается клестов (*Loxia*), гнездование которых приурочено к созреванию семян хвойных деревьев и происходит в феврале, пока шишки не высохли и не опустели в сезон созревания семян хвойных. Их узкая специализация в потреблении этого богатого пищевого ресурса включает длинные тонкие перекрещенные вершины асимметричных челюстей, которыми птицы срезают шишку, короткие сильные ноги, одной из которых клёст манипулирует шишкой, длинный клейкий язык, которым он извлекает за летучку семя после того, как чешуйка шишки отодвинута боковым движением подклювья. Упомянутый выше дубонос способен раскалывать твёрдые оболочки, прилагая клювом усилие свыше 300 Н.

Среди конусоклювых различают ещё три семейства африканского происхождения. Это тропические древесно-кустарниковые птицы Ткачиковые (Ploceidae, 130 видов), более мелкие Астрильдовые (Estrildidae, 133 вида) и, наконец, Воробьиные (Passeridae, 38 видов), адаптированные к жизни в суровых каменистых и аридных ландшафтах. У ткачиковых клюв, как правило, слабее, чем у вьюрковых, а способ обработки семян примитивнее — они просто раскалывают оболочки. Резко выражен половой диморфизм; у самцов вдовушек (*Vidua*) и бархатных ткачиков (*Euplectes*) 2—4 пары центральных рулевых перьев вытянуты до 40 см. Помимо семян, потребляют иные растительные корма, вплоть до нектара, а также беспозвоночных. Общественные птицы. Красноклювый ткачик квелия (*Quelea quelea*) образует вместе с молодыми стаи до 40 млн особей и уничтожает до 50 % урожая зерновых культур. Квелия успешно сопротивляется попыткам контролировать численность (выживаемость птенцов до 80 %). Некоторые ткачиковые плетут сложные гнёзда (чем обусловлено название группы), другие строят огромные коллективные гнёзда, своей тяжестью ломающие деревья. У некоторых ткачиковых проявляется тенденция отказа от строительства гнезда с подбрасыванием яиц в чужие гнёзда, вплоть до гнездового паразитизма (например, у вдовушек).

Семейство Скворцовые (Sturnidae, 113 видов), происходящее из Африки и распространённое в Старом Свете, включает некрупные виды (до размеров галки), населяющие преимущественно мозаичные ландшафты — редколесья, лесостепи, саванны. Потребляют широкий набор животных, включая мелких позвоночных, а также растительные корма — от сочных ягод до нектара. Обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris*) высокоспециализирован в использовании силового раздвигания челюстей — для преследования добычи в рыхлой подстилке и даже для разделывания крупных насекомых. По рациону и повадкам скворцовые аналогичны американскому семейству Трупиалы. Далеко зашла специализация волоклюев (*Buphagus*), извлекающих кровососущих эктопаразитов из кожи млекопитающих (от слонов до бородавочников) и находящихся с ними в тесном симбиозе. Половой диморфизм развит у скворцовых слабо. Некоторые гнездятся плотными колониями, в пределах которых практикуют внутривидовой гнездовой паразитизм.

Райские птицы (семейство Paradisaeidae, 43 вида) из тропических лесов Новой Гвинеи обнаруживают сходство с врановыми. Большинство видов полигамны, одни практикуют сложные танцы самцов, другие — массовые тока. Резко выражен половой диморфизм, самцы оперены чрезвычайно пышно и ярко. Около 10 видов моногамны и полового диморфизма не имеют. Практически всеядны. Врановые (семейство Corvidae, 118 видов) — мелкие и средних размеров птицы плотного сложения с крупной головой и сильными ногами. Самцы крупнее, но в окраске половой диморфизм отсутствует. В основном — обитатели лесов. Экологически весьма пластичны, населяют разные природные зоны — от арктических побережий до жарких пустынь. Много синантропных видов. Всеядны, есть падальщики и клептопаразиты, есть потребители семян, делающие запасы на зиму (кедровка *Nutifraga caryocatactes*, рис. 156, *24*). Многие виды образуют огромные стаи и гнездовые колонии. Превосходят большинство других птиц по уровню высшей нервной деятельности, способны вырабатывать новые повадки, реализовывать сложные поведенческие акты, вплоть до использования инструментов, что проявляется и в процессе синантропизации.

Эволюционная история птиц

Птицам долгое время приписывали специфический диагностический признак — перьевой покров. Поэтому, когда в 1860 г. в Золенгофене (Южная Германия) в карьере по добыче литографского камня был обнаружен отпечаток птичьего пера, а годом позже найден целый скелет оперённого существа, его сразу же приняли за первоптицу. Это был знаменитый *Archaeopteryx* (рис. 157; буквально — «древнее перо»), считавшийся связующим звеном между юрскими динозаврами и современными птицами. Всего в Золенгофене найдено 10 экземпляров археоптерикса, в том числе шесть скелетов хорошей сохранности.

По строению скелета археоптерикс — типичный тероподный динозавр (см. с. 292). Более того, в его скелете нет чисто птичьих признаков. В передней конечности археоптерикса нет обычной для птиц пряжки (carpometacarpus), и сохранялись три свободных пальца с когтями. Грудина не несла киля, места прикрепления птичьих летательных мышц и тело её было невелико, а позади неё имелась серия брюшных рёбер (*9*) — типичных покровных окостенений (как у современных гаттерии и крокодилов). Таз был закрытым, подвздошные кости (*6*) соединялись лишь с шестью крестцовыми позвонками. Рёбра не несли крючковидных отростков (см. рис. 142, *9*). По строению черепа археоптерикс ближе к динозаврам, чем к птицам. У него были типичные для динозавров текодонтные зубы, но почему-то не было чешуйчатой кости (хорошо развитой как у динозавров, так и у птиц). Хвост образован большим числом позвонков (как у ящериц) и несёт ряды супротивно расположенных перьев. Только задние конечности подобны птичьим; судя по строению тазобедренного сустава, конечности двигались в парасагиттальной плоскости (вертикальной продольной, сдвинутой вбок от центра). Пальцы располагались как у большинства птиц — три вперёд и один назад. Но если убрать перья, то археоптерикс превращается в динозавра, близкого к роду *Compsognathus* из группы Coelurosauria. Но хотя эти динозавры сравнимы с археоптериксом по размеру, это были его ровесники и к тому же слишком специализированные, которых никак нельзя считать его предками. В недавнее время в раннем мелу

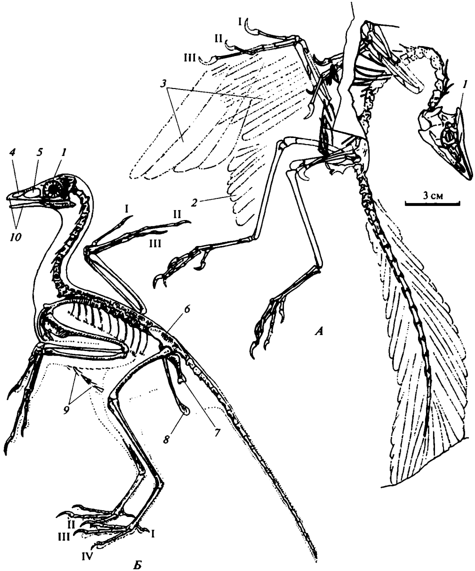


Рис. 157. Юрская первоптица (*Archaeopteryx*):

А — общий вид скелета с отпечатками перьев (по шестому экземпляру, найденному в 1951 г. близ немецкого города Айхштетта); *Б* — реконструкция скелета: *1* — склеральное кольцо; *2* — оперение голени; *3* — маховые перья; *4* — костная ноздря; *5* — предглазничное окно; *6* — подвздошная кость; *7* — седалищная кость; *8* — лобковая кость (образует симфиз); *9* — брюшные рёбра; *10* — челюсти, снабженные зубами; I—IV — номера пальцев

Монголии и Китая обнаружено более 10 родов оперённых динозавров, которые были значительно моложе археоптерикса. Их предполагаемая масса тела (30—80 кг) не позволяет ожидать от них способности к полёту.

Итак, главным общим с птицами признаком в организации археоптерикса остаётся перьевой покров. Как и у современных птиц, опахала первостепенных

маховых перьев (прикреплённых на кисти) у археоптерикса были асимметричными.

Многие полагают, что птицы оделись пером раньше, чем полетели. Ясно, что перья могли служить эффективным средством физической терморегуляции, что позволяло этим архозаврам стать гомойотермными животными. Аналогичные процессы могли протекать и у непосредственных предков птиц. Создание физического термоизолятора в покровных тканях свидетельствует о доминирующей роли внутренних источников тепла, определяемых высокой физической активностью (лазанием и прыжками в древесной кроне, в пределе — машущим полётом), при которой многократно возрастали энергетические затраты.

Некоторые авторы предполагают, будто предки птиц перешли к полёту от стремительного бега по поверхности грунта за летающими насекомыми, преграждая им путь к бегству оперёнными передними конечностями. При этом взмахи дистальными частями «крыльев» помогали поддерживать равновесие при резких манёврах. В подобных случаях эффективность стабилизаторов резко возрастала, если они создавали некоторую подъёмную силу. А это уже прямая предпосылка к машущему полёту. Правда, если принять такую версию, остаётся неясным, почему у первоптицы сохраняется хватательный тип стопы с противопоставленным I пальцем и почему на крыльях остаются три хорошо развитых пальца с достаточно длинными изогнутыми когтями. В итоге представляется более обоснованной гипотеза о древесном происхождении археоптерикса. Преследуя насекомых в кроне деревьев, они быстро передвигались вдоль ветвей (как это делают современные тропические кукушки), придерживаясь длинными передними конечностями (их называют длиннорукими динозаврами). Приобретя перья, эти ящеры могли уже балансировать крыльями, постепенно удлиняли прыжки, используя крылья для коррекции траектории (как это делают шерстокрыл *Cynocephalus* и белка-летяга *Pteromys*), и перешли сначала к планирующему, а затем уже и к машущему полету, подготовку к которому можно видеть в балансирных движениях крыльями.

Асимметричные опахала длинных первостепенных маховых (см. с. 309) на крыльях археоптерикса, а также сравнительно крупные размеры его головного мозга, если судить по одному естественному слепку, делают версию способности археоптерикса к машущему полёту правдоподобной. Существенное сходство с птицами обнаружено также во внешней форме конечного, среднего мозга, мозжечка. Однако сохранившаяся у археоптерикса подвижность между туловищными позвонками, отсутствие воздухоносных полостей в костях и достаточно внушительной грудной мускулатуры показывают, что его возможности по этой части ограничены.

В недавнее время открыто множество остатков некрупных юрских и меловых летающих птиц (величиной от скворца до голубя), существенно отличавшихся от современных. Они были названы энанциорнисами (рис. 158, *А*; Enantiornithes), что значит — иные, противоположные птицы. Энанциорнисы обнаруживали широкий набор признаков сходства с археоптериксом, что дало основания объединить их в подкласс ящерохвостых птиц (Saururae). Другое загадочное существо, близкое к современным птицам, — это конфуциусорнис (*Confuciusornis*; рис. 158, *Б*), живший на территории современного Китая не менее 120 млн лет назад; найдены тысячи экземпляров. В отличие от большинства найденных энанциорнисов, конфуциусорнис имел беззубые челюсти, верхнюю скуловую дугу, почти строго опистоцельные позвонки, крупный длинный пигостиль.

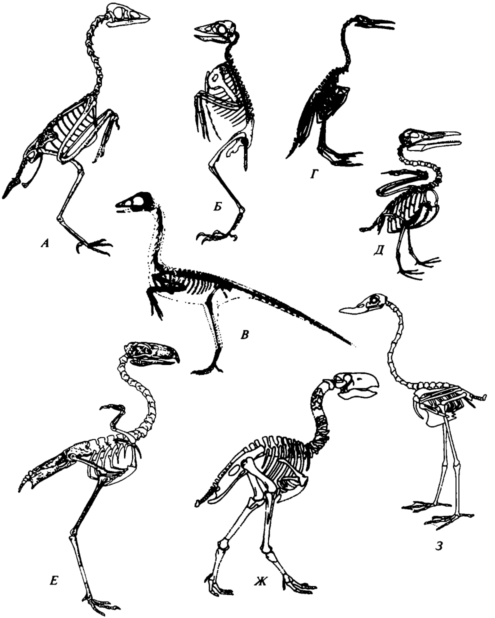


Рис. 158. Некоторые вымершие птицы:

А — энанциорнис (*Enantiornis*), представитель подкласса ящерохвостых птиц (Saururae); *Б* — конфуциусорнис (*Confuciusornis*), также относящийся к ящерохвостым; *В* — позднетриасовый протоавис (*Protoavis*), предполагаемый предок современных, веерохвостых, птиц (Ornithurae); *Г* — гесперорнис (*Hesperornis*), нелетающая меловая зубатая птица, специализированный ихтиофаг; *Д* — меловой ихтиорнис (*Ichthyornis*), также обладавший зубатым клювом; *Е* — фороракос (*Phororacos*), жившая в палеоген-неогене гигантская нелетающая птица, занимавшая нишу крупного хищника в Южной Америке; *Ж* — диатрима (*Diatryma*) из палеогена, внешне сходная с фороракосом, но скорее — растительноядная; *З* — палеогеновый пресбиорнис (*Presbyornis*), высоконогий прототип уток и гусей

На смену энанциорнисам и конфуциусорнису, вымершим в конце мела, пришли веерохвостые современные птицы (Ornithurae, Neornithes). Их родоначальником было предложено считать найденную в 1987 г. мелкую (величиной с сороку) псевдозухию (рис. 158, *В*) из позднего триаса, жившую 225 млн лет назад, за 75 млн лет до археоптерикса. Это протоавис (*Protoavis*), в буквальном переводе — первоптица, скорее всего, древесная форма, длиннохвостая и едва ли способная к полёту, но обладавшая сравнительно крупным головным мозгом и набором общих с птицами скелетных признаков (пневматизированный череп с крупной глазницей, зубы только на концах челюстей, гетероцельные шейные позвонки).

Таким образом, по данным палеонтологии, формирование морфофизиологического облика птиц продвигалось в мезозое широким фронтом — в нескольких ветвях рептилий подкласса Архозавров, из которых все, кроме одной (ящерохвостые птицы, конфуциусорнисы и оперенные динозавры), вымерли ещё в меловом периоде.

На протяжении мела разнообразие веерохвостых птиц постепенно нарастало, и к концу этого периода область их распространения простиралась от Австралии до Северной Америки. Уже в раннем мелу обнаружены возможные представители двух основных подразделений Современные птицы (Neornithes) — палеогнат и неогнат. У палеогнат (Paleognathae; «древненёбных» птиц) из-за принципиальных конструктивных особенностей слабее выражена подвижность верхней челюсти (кинетичность черепа); вместе с некоторыми другими чертами это свидетельствует об их примитивности, архаичности в сравнении с неогнатами (Neognathae; «новонёбными»). Поэтому они в конце концов проиграли в конкуренции с неогнатами и почти полностью исчезли. В современной фауне палеогнаты представлены слабо (около полусотни видов) и сравнительно узко распространены. Неогнаты же представляют собой совокупность нескольких прогрессивных ветвей, самостоятельно произошедших от палеогнат. Тогда это не обособленный таксон, а более высокий уровень организации.

В позднемеловых отложениях давно известны представители двух групп зубатых птиц (Odontognathae). Это гесперорнисы (Hesperornithes) и ихтиорнисы (Ichthyornithes).

Первые (рис. 158, *Г*) были водными ныряющими птицами, тяжеловесными, внешне напоминавшими гагар, с плохо развитыми крыльями, но достаточно сильными сдвинутыми назад лапами. В основании их верхней челюсти (maxillare) сидели мелкие острые текодонтные зубы. Вторые (рис. 158, *Д*), сравнительно небольшие птицы, имели развитый киль грудины и, по-видимому, хорошо летали. Челюсти также были с текодонтными зубами. Зубатых птиц считают тупиковыми ветвями.

Что касается неогнат, то в позднем мелу представлены четыре современных отряда (Гагарообразные, Трубконосые, Веслоногие и Ржанкообразные). Тогда же были широко распространены пресбиорнисы (*Presbyornis*), длинноногие птицы с утиной головой (рис. 158, *З*), возможно, предки современных гусеобразных. Из палеоген-неогена кайнозойской эры известны гигантские не способные к полёту, но прекрасно бегавшие птицы — фороракос (*Phororacos*) из Южной Америки и диатрима (*Diatrima*) из Северной Америки, Азии и Европы. Их считают высокоспециализированными хищниками, занимавшими эту экологическую нишу за отсутствием подходящих для этого зверей. Фороракос (рис. 158, *Е*) — предположительно родственник современных кариам (отряд Журавлеобразные), для диа-

тримы (рис. 158, *Ж*) обсуждается возможное родство с Курообразными птицами и растительноядность (листоядность).

Полагают, что все современные группы птиц берут начало от какого-то общего источника в конце мела; уже к миоцену в палеонтологических материалах присутствуют многие представители современных отрядов, семейств и даже родов.

Хозяйственное значение и охрана птиц

Птицы всегда играли важную роль в жизни человека, поначалу в качестве объектов охотничьего промысла, затем они внесли многочисленное пополнение в набор одомашненных животных. Позднее, по мере накопления экологических знаний, выяснилась исключительно важная роль птиц в поддержании равновесия в природных сообществах, как в отношении насекомых-вредителей сельскохозяйственных культур, так и в расселении многих видов растений, истреблении сорняков и т.д.

Лишь представители двух отрядов, наиболее глубоко адаптированных к растительноядности, — Курообразные и Гусеобразные — используются человеком в качестве одомашненных животных, не только способных размножаться в неволе, но и давших в результате длительной селекционной работы продуктивные породы. К этим же отрядам, наряду с некоторыми куликами и пастушковыми (лысуха), принадлежат основные промысловые виды и объекты спортивной охоты. Небольшое число видов соколообразных используется в качестве дрессированных ловчих птиц.

Наконец, множество певчих и декоративных птиц содержится в клетках (попугаи и некоторые другие, главным образом воробьинообразные) или разводится в неволе (павлины, некоторые виды фазанов и т.п.).

Однако ущерб, который наносит птицам прямое истребление или, что особенно существенно, разрушение их естественных местообитаний, совершенно несоизмеримы с некоторыми щадящими или даже поддерживающими усилиями в отношении птиц со стороны человека.

К концу XX в. в ряде регионов мира достигло критического уровня количество уязвимых видов среди птиц. По данным Международного союза охраны природы (МСОП), в последней четверти прошлого столетия на грани полного вымирания находились по меньшей мере 350 видов птиц. При этом 22 вида, находящихся под угрозой исчезновения, распространены в Европе и Северной Азии, 39 — в Северной Америке, 16 видов — в Африке и 38 — в Юго-Восточной Азии. Особенно пристального внимания и природоохранных усилий требуют 69 южноамериканских видов и 41 австралийский вид, а также 117 эндемичных представителей авифаун океанических островов, где уничтожение естественных местообитаний или вселение некоторых чужеродных видов совершенно катастрофически сказываются на местных обитателях.

К сожалению, даже расширение сети заповедных территорий далеко не всегда помогает решению возникающих проблем — во многих случаях приходится прибегать к методам искусственного разведения угрожаемых видов. Именно так была увеличена численность, например, канадской казарки и некоторых редких видов журавлей.

КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ, ИЛИ ЗВЕРИ (MAMMALIA)

Характеристика класса

Млекопитающие традиционно считаются одним из двух высших классов позвоночных животных. Главные свойства, отражающие высокий достигнутый ими уровень организации, это, прежде всего, сложная дифференциация головного мозга с обширной корой полушарий конечного мозга, состоящей из серого вещества, а также высокоразвитые органы обоняния и слуха. Соответственно им доступны сложное поведение и эффективная ориентация. Далее, это гомойотермность (постоянная и высокая температура тела) и соответственно высокий уровень жизнедеятельности, это уникальная конструкция ротового аппарата, позволяющая зверям эффективно обрабатывать корм в ротовой полости. Наконец, это особый путь передачи детёнышам питательных веществ — через плаценту (присущую большинству, но не всем) и через молоко.

Эволюционное развитие млекопитающих шло абсолютно независимыми путями от филогении птиц. Поэтому высокий уровень их организации достигнут иными средствами, в некоторых отношениях он ниже, чем у птиц. Хотя звери, подобно птицам, гомойотермны, метаболизм у них менее интенсивен, а температура тела ниже. Соответственно ниже и механическая мощность. Хуже, чем у птиц, развито у зверей зрение.

Пройденный млекопитающими независимый эволюционный путь ярко отразился в особой судьбе висцеральных компонентов их черепа и ротового аппарата в целом, глубоко адаптированного к обработке корма в ротовой полости. Присущая зверям гетеродонтная зубная система включает резцы, клыки, предкоренные и коренные зубы.

Манипуляцию с кормом осуществляют мясистый язык, а также мягкие губы и щёки, подвижные благодаря новоприобретению млекопитающих — лицевой мускулатуре, возникшей из мышц подъязычной висцеральной дуги. Благодаря губам и щёкам снаружи от зубов возникла дополнительная полость — преддверие рта. Вторичное твёрдое и мягкое нёбо отделяют ротовую полость от носовой, снимая помехи дыханию при длительной обработке пищи во рту. Это же разделение позволяет детёнышу сосать материнское молоко. Хорошо развиты слюнные железы, которые смачивают пищу и, вдобавок, содержат фермент, разлагающий крахмал, — амилазу. Силовой обработке пищи эффективно способствует мощное развитие и особое расположение челюстных мышц. Нижняя челюсть представляет собой не составную конструкцию, как у рептилий (где состоит из 7 костей), она монолитна, образована одной лишь зубной костью. К черепу она причленена в новом месте, к чешуйчатой кости, и образует с ней так называемый вторичный, или маммальный, челюстной сустав. Вторичное костное нёбо существенно укрепило верхнюю челюсть, превратив её в сплошную костную оболочку носовой полости (трубку).

Важные элементы челюстной дуги сформировали в среднем ухе части звукопередающего аппарата — молоточек (из сочленовной кости) и наковальню (из квадратной кости), а также рамку для барабанной перепонки — барабанную кость (из угловой кости).

Уникальный путь эволюционного развития млекопитающих запечатлён ещё в нескольких особенностях их скелета — это синапсидный череп, постоянное число

шейных позвонков и существование в конечностях голеностопного и предплечно-запястного сочленений.

Высокий и постоянный уровень метаболизма позволяет зверям развивать высокую механическую мощность и преодолевать неблагоприятные температурные условия внешней среды. Необходимая для интенсивной теплопродукции мощность достигнута млекопитающими благодаря несмешанному кровообращению и эффективной дыхательной системе. Полное разделение кругов кровообращения обеспечено присутствием четырёхкамерного сердца; от левого желудочка отходит лишь одна дуга аорты, но не правая, как у птиц, а левая. Такое состояние возникло в результате независимого процесса расщепления артериального конуса на отдельные артериальные стволы. Высокая эффективность лёгких, обладающих тонкой губчатой структурой («альвеолярной»), обеспечена сложными внутрилёгочными дыхательными путями — многократно разветвлённым древом армированных хрящевыми кольцами бронхов. В вентиляции лёгких участвует диафрагма, выпуклое мускульное дно грудной клетки.

Термоизоляция эффективно обеспечивается волосяным покровом, который благодаря своей структуре удерживает нагретый телом пограничный слой воздуха. Гладкие кожные мышцы, поднимающие волосы, могут уменьшать его теплопроводность. Широко распространены «радиаторы» в носовой полости, которые охлаждаются вдыхаемым воздухом.

Способность к **эффективной ориентации и сложному поведению** обусловлена прогрессивными свойствами головного мозга и органов чувств. Среди отделов головного мозга резко доминирует конечный мозг и, прежде всего, образованная серым веществом кора его полушарий, которая у многих зверей относительно велика по площади и уложена глубокими складками — бороздами с извилинами в промежутках.

Орган слуха дополнен слуховой раковиной и образованным барабанной костью наружным слуховым проходом — наружным ухом, возникшим вдобавок к внутреннему и среднему. Параллельно слуху развита и система акустической сигнализации.

Орган обоняния развит у млекопитающих сильнее, чем у других амниот. Звери отличаются значительным объёмом носовой полости и обширной поверхностью чувствительного эпителия, размещённого на многочисленных раковинах, образованных срединной обонятельной костью. Соответственно у большинства млекопитающих в составе конечного мозга велики обонятельные луковицы. Каждая особь продуцирует уникальный запах как основу для индивидуального опознания и производит пахучие секреты для мечения территории — формирует сигнальные поля. Пахучие вещества продуцируются обильными и разнообразными кожными железами. Это, прежде всего, апокриновые потовые железы, формирующие индивидуальный запах, но также специфические железы, помогающие привлекать полового партнёра, предупреждать соперника, оставлять информацию членам сообщества и многое другое.

Самая характерная **особенность размножения** всех млекопитающих — это вскармливание детенышей молоком, которое продуцируется специальными железами кожи, производными апокриновых потовых. Другая важнейшая черта репродуктивной биологии зверей (исключая 3 рода яйцекладущих) — это живорождение; яйцеклетка практически лишена желтка. У большинства (у плацентарных) в период внутриутробного развития зародыш получает от матери питательные

вещества и кислород через плаценту. Здесь кровь матери и зародыша контактируют на большой поверхности через тонкие мембраны, в условиях хорошей диффузии веществ. У сумчатых встречается лишь слабое подобие плаценты (способное обеспечить только ранние стадии развития, после чего зародыш рождается и переходит на молочное вскармливание).

Организация млекопитающих

Последующее изложение касается наиболее типичных вариантов из характерного для млекопитающих спектра, а при описании некоторых систем органов центральное место занимают определённые модельные объекты. Для рассмотрения внутренних органов таким объектом служит серая крыса (*Rattus norvegicus*, отряд Грызуны — Rodentia), для скелета — обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*, отряд Хищные — Carnivora).

Внешнее строение. Голова отделена от туловища хорошо заметной шеей. Хвост развит в различной степени. Глаза, как правило, сильно смещены вбок, чем сокращена степень перекрывания их полей зрения. Глаз защищён двумя веками, помимо которых встречается небольшое третье веко, способное прикрыть лишь переднюю треть глаза. По глазницам принято делить голову на мозговой отдел и лицевой. Ротовая щель ограничена губами, верхняя из которых у грызунов и зайцеобразных рассечена впереди срединной вертикальной щелью. На переднем конце морды, нередко на безволосой мочке носа расположена пара ноздрей. Верхняя губа несёт длинные и упругие осязательные волосы — вибриссы (vibrissae), небольшие группы которых могут располагаться ещё в нескольких точках на поверхности тела. Слуховые отверстия — наружные слуховые проходы, скрывающие в глубине барабанную перепонку, — обрамлены ушными раковинами, подвижными за счёт лицевой мускулатуры. У самца имеется общее мочеполовое отверстие, открывающееся на конце полового члена (penis). Позади от его основания располагаются мошонки (scrotum), парное выпячивание брюшной полости, вмещающее семенники. Самки также нередко обладают общим мочеполовым отверстием, например крольчиха, но у крысы самка имеет независимые мочевое и половое отверстия. По бокам брюха различимы несколько пар сосков, которые особенно заметны у кормящей самки. Число пальцев может быть различным. Ладони, подошвы и вентральные поверхности пальцев могут быть покрыты голой кожей и снабжены набором резких бугорков, «мозолей».

Кожные покровы. Кожа млекопитающих (рис. 159) отличается от таковой других амниот обилием и разнообразием кожных желёз, богатством роговых образований эпидермиса. В области контакта с эпидермисом кориумом образует внедряющиеся в него сосочки (*6*). Кожу обычно подстилает жировая клетчатка (*12*) — дополнительный теплоизолирующий слой и запас питательных веществ.

В собственно коже, или кориуме (*7*), коллагеновые волокна переплетаются хаотически.

Характерный для млекопитающих многослойный эпидермис (*1*) непрерывно пополняется новыми клетками и также непрерывно теряет их с поверхности. Клетки появляются при митозах в самом глубоком, ростковом слое, затем постепенно наполняются белком кератином и, наконец, отмирают. Эпидермис мягок и эластичен, так как клетки достаточно свободно соединены между собой. Местами

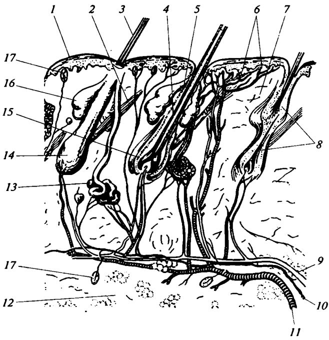


Рис. 159. Схема гистологического строения кожи млекопитающего:

1 — эпидермис; *2* — гладкая мышца, поднимающая волос; *3* — стержень волоса; *4* — корень волоса; *5* — волосяная сумка; *6* — вдающиеся в эпидермис сосочки кориума; *7* — кориум; *8* — замена старого волоса новым при линьке; *9* — вены кожи; *10* — нервы кожи; *11* — артерии кожи; *12* — подкожная жировая клетчатка; *13* — апокриновая потовая железа; *14* — волосяной фолликул; *15* — луковица волоса; *16* — сальная железа; *17* — инкапсулированное тельце (механорецептор)

эпидермис образует узкие впячивания, глубоко внедряющиеся в кориум, и выстланные лишь живыми клетками; таковы волосяные сумки (*5*) и кожные железы (*13*, *16*). На некоторых участках тела слой заполненных кератином клеток утолщен и твёрд; здесь они образуют сплошные роговые пластинки, мелкие чешуи, когти нескольких разновидностей, роговые чехлы рогов, наконец, крупные роговые чешуи и щитки, как у панголина (*Manis*) и броненосцев (семейство Dasypodidae).

Мелкие чешуи известны на хвосте у грызунов — крыс, бобров и т. п. Непростое устройство когтей как концевых чехликов пальцев обеспечивает быстрое восстановление роговой защиты вершины, эффективно компенсируя её износ. Твёрдая когтевая пластинка (рис. 160, *1*), одевающая сверху когтевой шип последней фаланги (*2*), нарастает у основания, непрерывно сползая к вершине, и там выступает за край покрывающей фалангу снизу подошвенной пластинки (*5*), нарастающей из глубины, как типичный эпидермис. Концевая фаланга образует также мягкую подушечку (*4*).

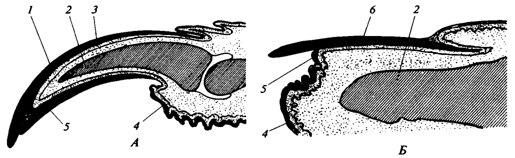
Когти полностью отсутствуют у китообразных, на большинстве пальцев передней конечности утрачены рукокрылыми, недоразвиты на передних конечностях сирен и тюленей. Подушечки пальцев, хорошо развитые у многих приматов, особо чувствительны и цепки (липки); коготь превращён в ноготь (*6*), подошвенная пластинка едва различима. Копыто образует для концевой фаланги футляр,

особо важный при беге и прыжках по твёрдому грунту. Он состоит из когтевой и подошвенной пластинок, а у лошадей включает также ороговевшую подушечку (стрелку копыта; *7*).

По характеру участия кожи в формировании рогов обладающие ими жвачные парнокопытные делятся на две категории. У полорогих (быков, козлов, баранов, антилоп) костный шип (приросшая к лобной кости остеодерма) покрыт кожей, которая формирует толстостенный и острый роговой футляр; оба компонента пожизненно нарастают у всех, кроме североамериканского вилорога (*Antilocapra*), имеющего сменный роговой футляр. У плотнорогих (оленей) их ветвистые рога целиком состоят из сменяемой остеодермы. Они ежегодно отрастают под защитой покрытой укороченным мехом кожи с добавлением новых отростков. Их быстрый рост проходит под влиянием эффективных биостимуляторов. В частности, растущие рога пятнистого оленя — панты — известны в медицине как источник лекарства пантокрина. По завершении роста оленьих рогов покрывающая их кожа отмирает и опадает клочьями. В конце зимы или весной в основаниях этих рогов образуется ослабленная прослойка за счёт специальных клеток-остеокластов, растворяющих кость. Рога сбрасываются и к осени развиваются заново.

Сплошное ороговение покрывает у некоторых зверей большую часть поверхности кожи. Существенно выступающие из кожи роговые пластинки ящера панголина налегают друг на друга, как чешуи еловой шишки. Броненосцы, имеющие окостенения в кориуме под щитками, способны сворачиваться в твёрдый шар.

Но наиболее распространённые роговые образования кожи млекопитающих — ***волосы*** (рис. 161), отсутствующие только у белухи и нарвала из китообразных. Хотя ***волосяные фолликулы*** глубоко внедряются в кориум (см. рис. 159, *14*), волосы также относятся к производным эпидермиса. Волос состоит из стержня и корня, глубоко погружённого в выстланную эпидермисом волосяную сумку (см. рис.



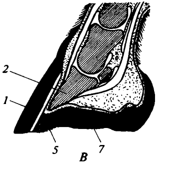


Рис. 160. Коготь млекопитающего и его производные. Продольные вертикальные разрезы:

А — типичный коготь; *Б* — ноготь человека; *В* — копыто лошади; *1* — когтевая пластинка; *2* — костный шип когтевой фаланги пальца; *3* — кориум; *4* — подушечка пальца; *5* — подошвенная пластинка; *6* — ногтевая пластинка; *7* — «стрелка» копыта (результат ороговения подушечки пальца)

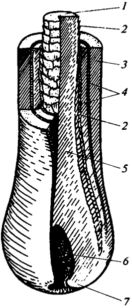


Рис. 161. Схема строения волоса и волосяной сумки:

1 — кора волоса; *2* — кутикула волоса; *3* — наружное волосяное влагалище; *4* — внутреннее влагалище волоса, сцепляющееся с его кутикулой; *5* — сердцевина волоса; *6* — питающий волос мезодермальный сосочек; *7* — ростковая зона волоса

159, *5*). У основания корень утолщен в виде волосяной луковицы (см. рис. 159, *15*), в которой идёт интенсивное деление клеток росткового слоя и затем их ороговение. Клетки прочно склеиваются между собой, переполняются белком кератином, получают вкрапления пигмента, отмирают и высыхают. Снизу в луковицу вдаётся очень маленький питающий её мезодермальный сосочек (рис. 161, *6*), богатый кровеносными капиллярами.

Стержень волоса образован тремя слоями. Это более или менее рыхлая сердцевина (*5*), нередко включающая воздух (например, у оленей), плотный корковый слой (*1*) из прочно склеенных продольно вытянутых клеток и кутикула (*2*) из одного слоя клеток, формирующая на поверхности волоса обращенные к его вершине заострённые ступеньки.

Нежная ткань луковицы не может удерживать растущий стержень. Для этого в волосяном фолликуле выше луковицы существуют волосяные влагалища — две вставленные друг в друга тонкостенные трубки. Наружное влагалище (*3*) образовано живыми клетками эпидермиса, выстилающего стенки волосяной сумки. Оно медленно выдвигает из сумки внутреннее влагалище (*4*), которое надето на волос и плотно сцеплено с ним благодаря рельефу кутикулы. Это наружные слои клеток луковицы; ближе к выходу из волосяной сумки внутреннее влагалище, состоящее из особого кератина, переваривается симбиотическими бактериями. К глубоким областям волосяных сумок снаружи крепятся тонкие гладкие мышцы (см. рис. 159, *2*), способные «поднимать шерсть дыбом». Ближе к выходу сумка образует свободное щелевидное пространство (см. рис. 159, *5*), куда открываются кожные железы.

Мех обычно состоит из волос двух категорий. Более толстые, длинные и прямые остевые волосы своими несколько уплощенными вершинами формируют гладкую поверхность, способную мешать проникновению воды и служить механической защитой. Вопреки распространённому мнению, водоотталкивающие свойства меху придаёт не столько гидрофобная жировая смазка, сколько правильная структура сформированной волосами «решётки», как и у птиц (см. с. 296). Гладкий сплошной слой толстых волос, как щетина дикого кабана *Sus scrofa*, — прекрасная броня, по которой соскальзывают шипы растений. Развитие этой адаптации в некоторых случаях привело к превращению волос в толстые и прочные острые иглы — у ежей (семейство Erinaceidae), дикобразов (семейство Histricidae) и т. п. Особый вариант длинных остевых волос — вибриссы (см. с. 371), осязательные волосы, корни которых окружены кровеносными лакунами и нервными окончаниями.

Волосы второй категории составляют подшёрсток. Они гуще, тоньше и нередко извиты, благодаря чему образуют эффективный теплоизоляционный слой. Волосы подшёрстка собраны в более или менее плотные группы вокруг оснований

остевых волос. Как правило, волосы закреплены в коже с наклоном в определённую сторону, лишь у немногих роющих видов (крота *Talpa*, слепыша *Spalax*) они расположены вертикально, лишены наклона («ворса»), который мешал бы движению по узким ходам хвостом вперёд.

Происхождение волоса остаётся загадкой, его, в отличие от птичьего пера, не удаётся вывести из чешуи. Перо проходит в своём развитии стадию выпячивания эпидермиса в виде сравнительно тонкостенного колпачка, заполненного богатой капиллярами мякотью кориума. В зачатке волоса клетки эпидермиса перемещаются противоположным образом — они впячиваются в глубь кориума и оставляют на поверхности узкую, но глубокую впадину, на дне которой начинаются усиленно размножаться. Принадлежащий кориуму компонент зачатка исчерпывается упомянутым выше микроскопическим мезодермальным сосочком. Позже вершина формирующегося волоса выдвигается из впадины — волосяной сумки.

Кожа млекопитающих чрезвычайно богата железами нескольких категорий. Поскольку потовые железы выделяют водные растворы и эмульсии, они считаются результатом преобразования одноклеточных желёз кожи далёких рыбообразных предков. Наиболее распространены открывающиеся в волосяные сумки апокриновые потовые железы. Их выделения содержат белок и лежат в основе формирования млекопитающими индивидуального запаха — при участии обитающих в сумках бактерий-симбионтов.

Из таких потовых желёз возникли и *млечные железы*, которые у однопроходных и сумчатых ещё сохраняют связь с волосами, по крайней мере, эмбрионально. Питаясь, детёныш плацентарного млекопитающего не просто сосёт, но ритмично сжимает сосок челюстями, выжимая молоко из находящихся в нём полостей, будь то расширения выводных протоков железы или же захваченное внешнее пространство, как в ложном соске коровы. У плацентарных соски располагаются двумя продольными боковыми рядами и у примитивных бывают многочисленными, например у тенреков — до 11 пар.

Обычные потовые железы человека (так называемые эккриновые) не связаны с волосами; они выделяют «дешёвый» пот, состоящий из воды с солью и мочевиной, отчего наиболее подходят для терморегуляции.

Сальные железы, как правило, связаны с волосяными сумками. Их выделения содержат жироподобные вещества и кератин, но не воду, такая секреция считается видоизменением процесса ороговения клеток эпидермиса. Их секрет поддерживает эластичность волос, копыт и т.д., а также служит фиксатором запаха, замедляя испарение пахучих веществ.

Скелет. Позвоночник, часть осевого скелета (включающего также рёбра и грудину; рис. 162), у млекопитающих, как и у других амниот, состоит из пяти отделов — шейного (*34*), грудного (*7*), поясничного (*8*), крестцового (*22*) и хвостового (*10*). Позвонки относятся к типу *платицельных*: их тела имеют плоские торцевые поверхности и не сочленяются между собой суставами. Они соединены эластичными прокладками — *межпозвоночными дисками* из волокнистого хряща, которые сминаются при взаимных поворотах позвонков.

Как у всех тетрапод, верхние (невральные) дуги смежных позвонков соединены скользящими суставами сочленовных отростков.

Для *шейного отдела* характерна поразительная стабильность состава — за редчайшими исключениями, он образован семью позвонками. Как и у других амниот, два передних шейных позвонка специализированы. Это кольцевидный атлант (*3*)

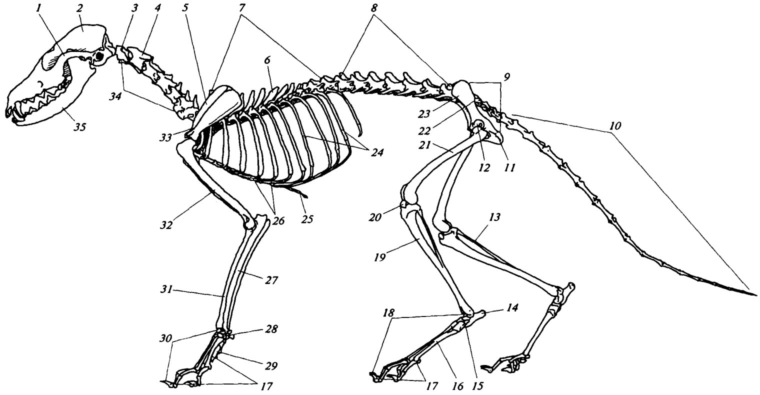


Рис. 162. Скелет лисицы (*Vulpes vulpes*):

1 — скуловая дуга; *2* — череп; *3* — атлант; *4* — эпистрофей; *5* — лопатка; *6* — остистый отросток; *7* — грудные позвонки; *8* — поясничные позвонки; *9* — таз; *10* — хвостовые позвонки; *11* — седалищная кость; *12* — вертлужная впадина; *13* — малая берцовая кость (приросшая); *14* — пяточная кость; *15* — предплюсна; *16* — плюсна; *17* — фаланги пальцев; *18* — стопа; *19* — большая берцовая кость; *20* — коленная чашка; *21* — бедренная кость; *22* — крестец; *23* — подвздошная кость; *24* — позвоночные отделы рёбер; *25* — грудина; *26* — грудинные отделы рёбер (хрящевые); *27* — локтевая кость; *28* — запястье; *29* — пясть; *30* — кисть; *31* — лучевая кость; *32* — плечевая кость; *33* — лопаточная ость; *34* — шейные позвонки; *35* — нижняя челюсть

и более крупный эпистрофей (*4*) с гладким коническим зубовидным отростком — приросшим телом атланта, на котором поворачивается последний. Здесь особенно важна вращательная подвижность около продольной оси, поскольку причленение черепа к атланту двумя мыщелками такой степени свободы не имеет.

К *грудному отделу* (*7*) у зверей и человека относят все позвонки (как правило, 12 или 13), несущие свободные рёбра и, таким образом, формирующие *грудную клетку*.

В большинстве своём *грудные рёбра* двучленны, они включают спинной костный отдел и брюшной, или грудинный, — рёберный хрящ. *Грудина* (*25*) обычно сильно вытянута, узка и подразделена на три главных отдела — рукоятку (manubrium sterni), с которой связано первое рёбро, а у обладателей ключицы — также и она, затем тело (corpus sterni), подразделённое на несколько сегментов, и, наконец, мечевидный отросток (proc. xiphoideus). Рёбра крепятся к телам грудных позвонков *головками* своих проксимальных концов, а к вершинам поперечных отростков — *бугорками*, расположенными несколько отступя от концов. Рёбра имеются и в шее, где они рудиментарны и прирастают к позвонкам в тех же двух точках.

Позвонки *поясничного отдела* (*8*; как правило, пять) лишены рёбер. В этом отделе, как и в грудном, хорошо развиты остистые отростки позвонков, которые у большинства грудных позвонков наклонены назад (*6*), а на поясничных позвонках — вперёд. Но все они оказываются вертикальными и максимально эффективными в качестве рычагов в начале толчка обеими задними конечностями, когда позвоночник выгнут вверх и энергично распрямляется (усилием специальной мышцы; см. с. 382).

Крестцовый отдел (*22*), предоставляющий жесткую опору тазовому поясу, обычно образован срастанием 3—4 позвонков, из которых лишь два передних срастаются с подвздошными костями и считаются истинными крестцовыми.

В *хвостовом отделе* (*10*), особенно изменчивом по числу позвонков, типичное строение имеют лишь передние позвонки, а лежащие позади образованы лишь палочковидными телами.

Череп. По строению скелета головы (рис. 163) млекопитающие резко отличаются от современных рептилий и птиц. У них развиты два *затылочных мыщелка* (*12*). В ходе процесса упрощения крыши черепа на каждой стороне возникло лишь одно *височное окно*, и образовалась единственная *скуловая дуга*, в связи с чем череп млекопитающих относят к *синапсидному* типу. Гипертрофированный орган обоняния непосредственно сомкнулся с мозгом и раздвинул глазницы, сделав череп *вторично платибазальным* (череп с широким основанием).

Млекопитающие подобны птицам высоким относительным объёмом и прочностью мозговой капсулы, ставшей надёжной конструктивной основой черепа в условиях значительных механических нагрузок, сопровождающих силовую обработку пищи челюстями. В результате череп зверей относительно велик и тяжёл, как и голова в целом. Как и у птиц, по завершении роста многие кости черепа сливаются между собой в комплексы, что также способствует прочности. Конструкция висцеральных компонентов черепа глубоко своеобразна, уникальна среди позвоночных, в чём проявилось смешанное влияние адаптации к восприятию звуков из воздуха (эволюция среднего уха) и к механической обработке корма.

У млекопитающих различают крупную *затылочную* кость (occipitale), комплекс четырёх обычных для этого отдела замещающих окостенений; *затылочные*

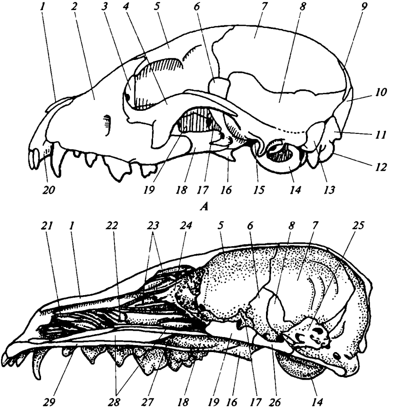


Рис. 163. Череп млекопитающих на примере песца (*Alopex lagopus*) — представителя отряда Хищные:

А — череп трехмесячного щенка, вид сбоку; *Б* — сагиттальный распил черепа более старшей особи; *1* — носовая кость; *2* — верхнечелюстная кость; *3* — слёзная кость; *4* — скуловая кость; *5* — лобная кость; *6* — крылоклиновидная кость; *7* — теменная кость; *8* — чешуйчатая кость; *9* — межтеменная кость; *10* — верхнезатылочная кость; *11* — боковая затылочная кость; *12* — затылочный мыщелок; *13* — околоушная кость («сосцевидный» отдел); *14* — барабанная кость; *15* — место вторичного челюстного сустава; *16* — крыловидная кость; *17* — глазоклиновидная кость; *18* — нёбная кость; *19* — переднеклиновидная кость; *20* — предчелюстная кость; *21* — верхнечелюстная раковина; *22* — носовая раковина; *23* — обонятельные раковины; *24* — продырявленная пластинка срединной обонятельной (решётчатой) кости — передняя стенка мозговой капсулы; *25* — околоушная кость («каменистый» отдел); *26* — основная клиновидная кость; *27* — носоглоточный ход (вторичная хоана); *28* — сошник; *29* — вторичное твёрдое нёбо

мыщелки сформированы за счет *боковых затылочных* костей (*11*). Слуховая капсула образована замещающими костями, гомология которых ушным костям других позвоночных отрицается; образованный ими блок называют *околоушной* костью (*13*; perioticum). В клиновидном отделе к широко распространенной у позвоночных *основной клиновидной* кости (basisphenoideum) спереди примыкает крупная *передняя клиновидная* кость (*19*; presphenoideum), также формирующая нижний край мозговой капсулы. Впереди от неё у многих зверей располагается *срединная обонятельная* кость (рис. 163, *Б*, *24*; mesethmoideum), пронизанная

многочисленными отверстиями для ветвей обонятельного (I) нерва, чем обусловлено ее латинское название — *решётчатая*.

Крыша черепа у зверей (см. рис. 110, *E*) составлена обычными компонентами — это небольшие *носовые* кости (рис. 163, *A*, *1*), а также крупные *лобные* (*5*) и *теменные* (*7*), формирующие не только крышу, но и боковые стенки мозговой капсулы.

Позади теменных костей сохранились остатки дополнительного поперечного ряда покровных костей черепа стегоцефалов — *заднетеменных* и *таблитчатых* (см. рис. 110, *E*, соответственно *20* и *19*) — в виде *межтеменной* кости (рис. 163, *A*, *9*; interparietale), которая прирастает к затылочной кости (например, у хищных, приматов) или сохраняет самостоятельность (например, у крысы). Из окологлазничных костей у млекопитающих имеются две кости: *слёзная* кость (*3*) лежит на переднем краю орбиты и пронизана отверстием для слёзно-носового протока, *скуловая* кость (*4*) обрамляет глазницу снизу, вместе со скуловым отростком *чешуйчатой* кости (*8*) участвуя в формировании *скуловой дуги* особого состава, характерной для *синапсидного* черепа. В *диапсидном* черепе эти кости принадлежат разным дугам, соответственно нижней и верхней. *Чешуйчатая* кость — единственная у млекопитающих из набора щёчных костей. В связи с потребностью в надёжном вместилище для относительно крупного головного мозга она принимает полноценное участие в формировании стенки черепа, занимая заметный участок на её внутренней поверхности (рис. 163, *Б*, *8*). У взрослых зверей вместе с околоушной и барабанной (см. ниже) костями чешуйчатая кость формирует комплексную «височную» кость.

Из покровных костей основания черепа *парасфеноид* у млекопитающих исчез, а вторично непарный *сошник* (рис. 163, *Б*, *28*) формирует носовую перегородку и прикрыт снизу вторичным костным нёбом (*29*).

Относящаяся к висцеральным компонентам черепа *первичная верхняя челюсть* в составе четырех окостенений устранена от прямого участия в схватывании и механической обработке добычи. Это покровные *нёбная* (*18*) и *крыловидная* (*16*) кости, замещающие *крылоклиновидная* кость (*6*; alisphenoideum), и *наковальня* (incus; см. рис. 168, *3*), одна из трёх слуховых косточек. *Вторичная верхняя челюсть*, сформированная двумя покровными костями, в своих ячейках (альвеолах) несёт зубы (текодонтная зубная система). Большая часть зубов расположена в *верхнечелюстной* кости (рис. 163, *A*, *2*), в *предчелюстной* кости (*20*) — только резцы. Эта кость, но в основном верхнечелюстная и нёбная несут широкие направленные внутрь карнизы, которые срастаются на средней линии черепа. Они формируют *вторичное твёрдое нёбо* (*29*), которое отделяет носовую полость от ротовой и придает рылу трубчатую конструкцию, а вместе с ней — высокую прочность. Позади вторичного нёба в жёлоб между нёбными костями открываются вторичные хоаны (*27*). Задние концы бортов жёлоба образованы небольшими *крыловидными* костями (*16*). Замещающая *крылоклиновидная* кость (*6*), гомолог *верхнекрыловидной* кости ящериц, встроена в виде *узкой* вертикальной пластинки в боковую стенку мозговой капсулы непосредственно впереди от чешуйчатой кости. Таким образом, к защите головного мозга у млекопитающих привлечён и висцеральный элемент, окостенение нёбноквадратного хряща. Другой его компонент, квадратная кость, чрезвычайно сильно сокращен в размерах и образует *наковальню* (см. рис. 168, *3*; incus), одну из трёх звукопередающих косточек в среднем ухе.

Нижняя челюсть образована у млекопитающих одной лишь *зубной* костью, причленённой к черепу характерным образом — без участия квадратной кости. Зубная кость здесь подвижно соединена с чешуйчатой костью (при основании скуловой дуги) *вторичным челюстным суставом* (рис. 163, *А*, *15*). Остальные кости, исходно принадлежавшие нижней челюсти, здесь утрачены или же резко изменились. Замещающая *сочленовная* кость (окостенение меккелева хряща) образует *молоточек* (malleus; см. рис. 168, *12*) — непосредственно связанную с барабанной перепонкой слуховую косточку; её сочленение с наковальней соответствует *первичному челюстному суставу*. *Угловая* кость преобразовалась в *барабанную* кость (tympanicum; рис. 163, *14*), которая формирует кольцевую рамку для барабанной перепонки, трубку наружного слухового прохода (см. рис. 168, *15*) и примыкающую к нему часть костного *барабана* (bulla tympani), окружающего барабанную полость у млекопитающих многих групп.

Основные этапы глубоких преобразований, постигших висцеральные компоненты черепа в истории млекопитающих, изложены в подразделе «Происхождение млекопитающих». По-видимому, исходные предпосылки к этим преобразованиям были связаны с адаптацией к восприятию звуков в воздушной среде, которая уже у ранних синапсидных рептилий (пеликозавров) пошла иным путём, чем у других древних четвероногих.

Подъязычный скелет у млекопитающих расположен в основании языка. Он сформирован поперечно вытянутой, обычно дуговидной *копулой* (см. рис. 172, *7*; её телом) и двумя парами коротких *рожков*, частей подъязычной (*1*) и первой жаберной дуг (*3*).

Плечевой пояс образован у сумчатых и плацентарных млекопитающих в основном *лопаткой*, тогда как ключица нередко рудиментарна (например, у зайцеобразных, хищных, копытных). *Коракоид*, как и покровная кость *надгрудинник*, сохранился только у однопроходных, у остальных редуцирован, его рудимент прирастает к лопатке в виде *коракоидного отростка* (proc. coracoideus). Таким образом, скелетная связь лопатки с осевым скелетом (через грудину) у большинства млекопитающих ослаблена или даже вовсе утрачена. Лопатка (см. рис. 162, *5*) имеет уникально сложную конфигурацию. Её основа предстаёт в виде плоского треугольника, на вентральной вершине которого расположена *гленоидная ямка* для плечевого сустава. Внешнюю сторону лопатки пересекает высокий гребень — *лопаточная ость* (*33*), судя по её связи с ключицей, соответствующая переднему краю *лопатки* рептилий. Впереди от *ости* расположена часть *лопатки*, приобретённая млекопитающими заново. Другим концом *ключица* также подвижно сочленена с передним члеником *грудины* — её *рукояткой*.

Таз (см. рис. 162, *9*) образован у млекопитающих тремя типичными костями, совместно образующими вертлужную впадину (*12*) для причленения *бедренной кости* (*21*). *Лобковая* и *седалищная* (*11*) *кости* обрамляют широкое окно — запирательное отверстие — и почти у всех сочленены краем с костями противоположной стороны, формируя *симфиз*, обязательный атрибут *закрытого таза*. Обращенная вперёд вытянутая *подвздошная кость* (*23*) связана синдесмозом (прослойкой соединительной ткани) с двумя передними *крестцовыми* позвонками. После завершения роста все три элемента таза сливаются между собой в *безымянную* кость.

Скелет парных конечностей (см. рис. 162) построен в целом типично для четвероногих, но отражает последствия особой характерной для млекопитающих

позы. Их конечности не расставлены широко, как у рептилий, а подведены под туловище, располагаясь в вертикальной продольной (парасагиттальной) плоскости. Этой же плоскостью ограничены их изгибы и перемещения при шагающих движениях. Характерна и общая конфигурация конечностей, особая схема которая за пределами этого класса присуща только задним конечностям птиц и части динозавров. Это плоская трехзвенная Z-образная конечность, верхний сгиб которой обращён вперёд, а нижний — назад. В этом видится причина фаланговой формулы зверей — 2—3—3—3—3. В кистевом сгибе доминирует малоподвижное у других амниот *предплечно-запястное сочленение*, а в пяточном — *голеностопное*. В последнем со стороны стопы участвует лишь средняя из трёх базальных костей предплюсны, а наружная, *пяточная кость* (*14*), формирует характерный крупный одноимённый *бугор*.

В задней конечности верхний сгиб образован коленным суставом, но в передней конечности гомологичное сочленение, т. е. локтевой сустав, по независимым причинам обращён назад и действует в качестве нижнего сгиба. Роль верхнего сгиба, аналогичного колену, досталась плечевому суставу, что потребовало выполнения некоторых морфофункциональных условий. Свобода этого сустава (подобно коленному) по отношению к осевому скелету достигнута полной редукцией *коракоида* (а у хороших бегунов — и *ключицы*), а на роль верхнего звена в схему передней конечности включена *лопатка*. В задней конечности, где *голень* (*13*, *19*), гомологичная предплечью, образует среднее звено, нижнего звена исходно не хватало; оно сформировано за счёт стопы с *пяточным бугром* и вытянутыми *плюсневыми костями* (см. рис. 162, *18*).

Кости *пясти* (*29*) также вытянуты, но кисть не образует самостоятельного рычага, а примыкает к *предплечью* в составе нижнего звена (*27*, *31*). Она не распластана по субстрату, как, например, у ящериц (см. рис. 120, *19—21*), а приподнята над ним, опираясь только на концы пястных костей и фаланги пальцев. Жёсткие конечности с малой опорной площадкой более экономно передают энергию при резком толчке и потому сопутствуют адаптации к быстрому бегу. Правда, мягкий субстрат создаёт при беге на таких конечностях проблемы, но плотная почва степей, где формировались копытные млекопитающие, давала преимущества еще более концентрированной опоре — лишь на когтевые фаланги и только двух пальцев или даже одного, как у лошади. Морфологи традиционно различают три ситуации — стопохождение (как у ящериц), пальцехождение (у многих зверей, прежде всего собак, кошек и их родственников) и фалангохождение (у копытных). Поскольку один из способов фиксации на дереве — охватывание ветвей кистью и стопой, которые распластываются по их поверхности, адаптация к лазанию у зверей поддерживает стопохождение, что проявилось в эволюции приматов, медведей.

Мышечная система млекопитающих своеобразна в нескольких отношениях. Одна из *челюстных мышц*, а именно *большая жевательная мышца* (m. masseter), начинается на *скуловой*, а во многих случаях — и на *верхнечелюстной костях*, благодаря чему сдвинута вперёд до уровня щёчных зубов и необычайно эффективно прилагает к ним силу сокращения. Обычный для тетрапод механизм активного раскрывания рта распался из-за утраты нижней челюстью заднего отдела. Ему нашлась замена в виде комплексного *двубрюшного* мускула (m. digastricus), составленного из мышц двух висцеральных сегментов. Далее практически вся поверхность головы покрыта под кожей сложной системой мимических мышц,

развившихся из мускулатуры подъязычной дуги, именно поэтому её собственный нерв (VII) назван лицевым. Велика и подразделена на 5 порций имеющая висцеральное происхождение *трапециевидная* мышца.

К осевому скелету плечевой пояс, как и у амфибий, подвешен исключительно на мышцах (трапециевидная мышца — одна из них), расположенных в парасагиттальной плоскости. Значение этого феномена в системе локомоторных адаптаций млекопитающих понятно. Функционирование конечностей млекопитающих сопряжено с вертикальными движениями и усилиями (взаимодействие с силой тяжести), а также с продольными (разгон и торможение), совместно определяющими сагиттальную плоскость. Использование поперечной оси амфибиями и рептилиями можно рассматривать как наследие рыбообразных предков с их ундуляционным плаванием. В условиях отказа от использования поперечных сил *чисто мышечная подвеска* плечевого пояса оказалась вполне удачной. Главный элемент этой подвески — *вентральная зубчатая* мышца (m. serratus ventralis), которая широким веером отдельных пучков («зубцов») тянется от шейных (приросших) и от передних грудных *рёбер* к вершине *лопатки*. Здесь она крепится очень компактно и допускает свободные повороты лопатки вперёд и назад относительно центра зоны крепления, контролируемые другими мышцами.

Разгибание плечевого сустава, функционирующего аналогично коленному, взяла на себя новая крупная (предостная) мышца, для размещения которой на лопатке сформирована дополнительная передняя костная полка.

В дыхательной мускулатуре чётко выделена *лестничная* мышца (m. scalenus), которая несколькими лентами спускается от мощной шеи к рёбрам и при вдохе поворачивает их вперёд, эффективно расширяя грудную клетку. Другая важная дыхательная мышца — это грудо-брюшная преграда, выпуклая вперёд *диафрагма* (diaphragma; см. рис. 170, *26*), которая ограничивает полость грудной клетки сзади. Становясь более плоской при сокращении, диафрагма оттесняет органы брюшной полости назад, тем самым растягивая расположенную в грудной клетке плевральную полость, а вместе с ней и лёгкие. Совершается вдох.

В связи с особенностями бега млекопитающих, освоивших прыжковые аллюры типа галопа (см. ниже), у многих позвоночник в области *поясницы* приспособлен к вертикальному сгибанию и разгибанию. При прыжках его разгибает расположенный в пояснице мускул *распрямитель туловища* (m. errector trunci). В нём слиты воедино три системы мышечных пучков, которые в грудной области чётко разделены.

Особенности наземной локомоции млекопитающих. Представляет интерес техника передвижения млекопитающих по твёрдому субстрату, более сложная и разнообразная, чем у других четвероногих. Главные черты этой техники — последовательность постановки конечностей на грунт и относительная продолжительность контакта, в совокупности составляющие *походку*, или *аллюр*. Наиболее распространённые походки названы *симметричными*. Конечности каждой пары при таких аллюрах всегда находятся в противофазе, выполняя циклические движения с одинаковым периодом. Такую походку легко изобразят два человека с бревном на плечах. Они могут изобразить *иноходь* (рис. 164, *А*), если идут в ногу, *рысь* (рис. 164, *Б*), двигая ногами в противофазе, и *шаг* (рис. 164, *В*), если задние конечности наступают в середине промежутка между наступаниями передних. Как видно на рисунках, цикл симметричной локомоции (промежуток времени между одинаковыми позами) разделён на две половины, одна из которых зеркально ото-

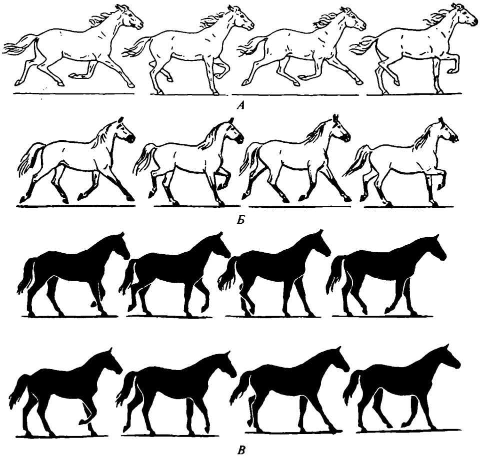


Рис. 164. Симметричные аллюры млекопитающих на примере лошади. Показаны стадии на протяжении одного цикла локомоции:
А — иноходь; *Б* — рысь; *В* — нормальный шаг (из Гамбаряна)

бражает другую, причём вторая повторяет первую в зеркальном изображении — в этом и выражается симметрия. Далее, при такой локомоции строго чередуются моменты наступания то передней, то задней ноги. Реально тетраподы используют не всё мыслимое разнообразие походок, поскольку избегают неустойчивых поз. Например, при иноходи возникают стадии «боковой опоры» (животное стоит на двух ногах одной стороны), которые могут использовать только звери. При походке «шаг» после левой передней ноги должна наступать только правая задняя (это диагонально-симметричная последовательность), иначе крайне неустойчивая поза неизбежна.

При наращивании скорости период опоры каждой конечности неуклонно укорачивается, поскольку точка опоры на грунте быстрее уходит назад; период переноса конечности более стабилен (по законам маятника). В результате количество опорных конечностей в каждой стадии цикла сокращается и возникают стадии полёта (безопорные).

Асимметричные, или *прыжковые*, *аллюры* включают различные вариации галопа. В этом случае передние конечности наступают непосредственно друг за другом, а потом в работу вступают обе задние конечности (рис. 165, *А*). Никакого деления цикла на эквивалентные половины нет. Различают передний толчок (передними конечностями) и задний толчок (задними конечностями), адаптация к выполнению второго распространена шире. Его эффективность может поддерживаться разгибанием позвоночника (благодаря увеличению амплитуды толчка) у хищных, зайцеобразных, у которых усиленно развита осевая мускулатура. Но у копытных, хотя они, как правило, прекрасные бегуны, этого нет, позвоночник не гибок, вероятно, под влиянием большой массы пищеварительного тракта этих растительноядных животных, что трудно совместимо с деформациями туловища. Способность к выполнению переднего толчка не характерна для сумчатых,

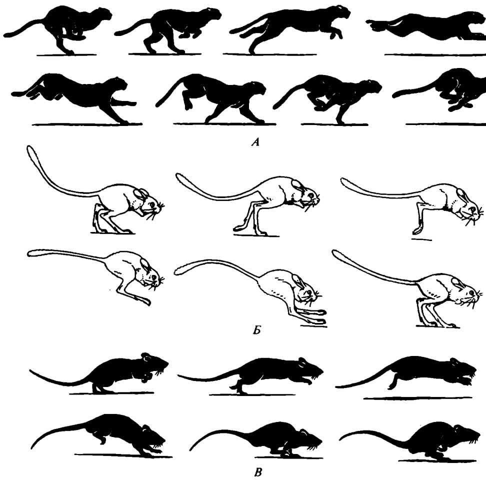


Рис. 165. Асимметричные аллюры млекопитающих. Показаны стадии на протяжении одного цикла локомоции:

А — галоп гепарда; *Б* — походка тушканчика Северцова — рикошетирующий прыжок; *В* — походка серой крысы — примитивный рикошетирующий прыжок (из Гамбаряна)

насекомоядных и большинства грызунов. Без него скоростная асимметричная походка принимает вид двуногого рикошетирующего прыжка (рис. 165, *Б*). Он независимо сформировался у кенгуру (семейство Macropodidae), у прыгунчиков (Macroscelidea), у тушканчиков (семейство Dipodidae) и капского долгонога (*Pedetes cafer*). Четырёхногий аллюр большинства грызунов, при котором передние конечности слабы и не могут на бегу обеспечить ни надёжного приземления, ни нового прыжка, предложено называть ***примитивным рикошетирующим прыжком*** (т. е. его эволюционным предшественником) (рис. 165, *В*).

Адаптивные преимущества трехзвенной Z-образной конструкции парасагиттальных ходильных конечностей связаны с энергетическими проблемами, сопутствующими использованию рычажных систем для перемещения тела животного над грунтом. При этом мышцы конечностей ритмически сокращаются, преодолевая силу тяжести, и неизбежно производят работу, однако при этом не изменяются ни потенциальная, ни кинетическая энергия животного (высота центра масс над субстратом и скорость движения постоянны). Из этого следует, что производимая мышцами работа поглощается другими мышцами; таким образом, передвижение животного на рычажных конечностях неизбежно сопровождается противоборством мышц, чревато непроизводительными тратами энергии. Между прочим от подобных проблем полностью свободно колесо: как известно, езда на велосипеде вчетверо экономичнее пешей ходьбы или бега.

В цикле движения ноги человека, как показывают расчёты, первая половина фазы опоры, пока нога остаётся впереди от вертикали тазобедренного сустава, значительно экономичнее второй, когда колено было бы выгоднее обратить назад. В первой половине нагруженной фазы обладатели Z-образной конечности также используют её как обращённую коленом вперёд, а подвижность в пяточном сгибе блокируют при помощи мышц. Но во второй половине они блокируют коленный сустав, используя в качестве действующего сгиба обращённый назад сустав — голеностопный, трехзвенная конечность, имеющая больше степеней свободы, чем двухзвенная, допускает более пластичный алгоритм движения, позволяя своим обладателям получить некоторую экономию энергии за счёт поведенческих реакций.

Нервная система. Млекопитающих отличает большая масса головного мозга (рис. 166), в котором наибольшего развития достигает конечный (передний) мозг, его кора. Если у современных рептилий и птиц процентная доля головного мозга в массе тела («индекс цефализации») составляет 0,05—0,5 %, то у млекопитающих она редко бывает ниже 1 %, а у землероек вследствие малых абсолютных размеров тела достигает даже 4,5 %. Аналогичным образом у новорожденного человека головной мозг составляет около 12 % общей массы тела, а у взрослого обычно не выше 2 %. Ещё важнее уникальные изменения в структуре коры, приобретающей у высших представителей класса складчатую форму и сложную организацию нервных клеток, формирующих в толще коры слои и колонки. Конечный мозг млекопитающих создаёт основу для дополнительных связей между всеми анализаторными системами и отделами головного мозга. Иными словами, головной мозг млекопитающих и особенно кора конечного мозга принимают на себя ассоциативные функции, которые существенно расширяют способности этих животных к исследовательскому поведению, обучению и накоплению индивидуального опыта. Этому способствует также и необычайное увеличение ресурсов оперативной, краткосрочной и долгосрочной памяти.

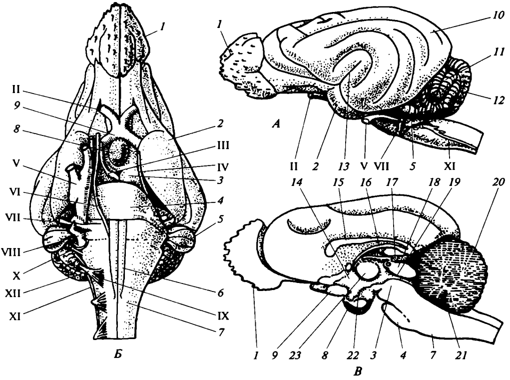


Рис. 166. Головной мозг песца (*Alopex lagopus*):

А — вид сбоку; *Б* — вид снизу; *В* — сагиттальный разрез; *1* — обонятельная луковица; *2* — древняя кора (грушевидная доля); *3* — средний мозг; *4* — мост; *5* — клочок мозжечка; *6* — пирамида; *7* — продолговатый мозг; *8* — гипофиз; *9* — перекрёст зрительных нервов; *10* — полушарие конечного мозга; *11* — полушарие мозжечка; *12* — червяк мозжечка; *13* — сильвиева борозда; *14* — промежуточный мозг; *15* — мозолистое тело; *16* — свод; *17* — эпифиз; *18* — область четверохолмия; *19* — мозговой водопровод; *20* — мозжечок; *21* — ромбовидная ямка; *22* — воронка; *23* — зрительный бугор; I—XII — головные нервы

Высокая эффективность работы всех анализаторных систем млекопитающих, действующих в совокупности при ознакомлении с незнакомым предметом, позволяет животному создать и запомнить ассоциативный образ предмета, включающий его хеморецепторные (вкусовые, обонятельные), тактильные, зрительные и акустические особенности.

Головной мозг млекопитающих образован пятью типичными отделами, в каждом из которых обнаруживаются специфические для этого класса особенности.

Конечный, или ***передний***, ***мозг*** очень велик по относительному объёму и наиболее сложен. Серое вещество (т. е. скопления тел нейронов) расположено в коре каждого *полушария* (рис. 166, *10*), т. е. снаружи, над полостью бокового желудочка, а не под ней, в *полосатом теле* (corpus striatum), как главные скопления нейронов у птиц. Здесь также лежат многочисленные ядра серого вещества. Помимо двух унаследованных от предков категорий коры, у зверей важнейшую роль играет третья, *новая кора* — neopallium, или neocortex (рис. 167, *5*). Уже у однопроходных она вклинивается между исходно чисто обонятельными областя-

ми — *древней корой* (*4*; paleopallium) снаружи и *старой корой* (*1*; archipallium) изнутри. У сумчатых она занимает значительное место на поверхности полушарий, оттесняя древнюю кору на нижнюю поверхность полушария, а старую — на его медиальную сторону. У плацентарных образованные *новой корой* большие полушария переднего мозга далеко расползаются назад и в бока, прикрывая промежуточный и средний мозг. У представителей большинства групп млекопитающих она обширна и уложена на поверхности полушарий складками, формирующими систему глубоких *борозд* и остающихся между ними *извилин*. Самая глубокая *сильвиева борозда* (см. рис. 166, *13*) отделяет лежащую ниже *височную долю* с расположенным в ней высшим центром слуха. Принято различать также разделённые вертикальными бороздами *лобную*, *теменную* доли и *затылочную* с высшим центром зрения. У относительно примитивных млекопитающих, таких как однопроходные, сумчатые, а также плацентарные нескольких отрядов (насекомоядные, рукокрылые, грызуны, зайцеобразные), кора развита более скромно и полушария гладки. Большинству млекопитающих, кроме приматов, ластоногих, китообразных и сирен, присущи необычно крупные *обонятельные луковицы* (*1*), примыкающие к полушариям спереди. Грушевидная доля (*2*) на нижней стороне полушария есть остаток чисто обонятельной древней коры, старая же кора, вытесненная новой корой, свёрнута в глубине височной доли полушария в рулон под названием *гиппокампа* (hippocampus).

Вместе с корой гипертрофирована и ее *комиссура* — белый поперечный пучок волокон, соединяющий соответствующие области обоих полушарий. Она растянута по направлению назад (согласно курсу разрастания полушарий) и разделена на две пластинки, слитые по заднему краю. Верхняя, более толстая из них, горизонтальная принадлежит новой коре — это *мозолистое тело* (*15*; corpus callosum), а нижняя, более тонкая и отклоненная передним краем вниз, — *свод* (*16*; fornix), комиссура старой коры (т. е. гиппокампа). Боковой желудочек (полость каждого большого полушария) обычно усложнен по форме и образует несколько

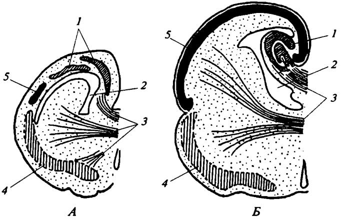


Рис. 167. Развитие частей коры (плаща, мантии) конечного мозга у млекопитающих:

А — поперечный разрез полушария конечного мозга у змеи (питона); *Б* — то же у сумчатого млекопитающего (кенгуру); *1* — старая кора и сформированный ею гиппокамп; *2* — боковой желудочек; *3* — поперечные пучки нервных волокон (комиссуры); *4* — древняя кора и сформированная ею грушевидная доля; *5* — новая кора

добавочных дивертикулов («отнорков»), называемых рогами, — передний, задний и нижний (последний расположен в височной доле).

Промежуточный мозг (*14*), помимо обычных компонентов, таких как *перекрёст зрительных нервов* (*9*) и *воронка* (*22*) с *гипофизом* (*8*) на нижней стороне, а также *эпифиз* (*17*) на верхней, содержит множество новых скоплений нейронов в утолщенных боковых стенках. Важное место в этих стенках принадлежит ядрам, через которые импульсы от органов чувств (кроме обонятельных) восходят к соответствующим областям больших полушарий. Среди этих ядер располагаются и зрительный, и слуховой центры. Неслучайно эти части промежуточного мозга названы *зрительными буграми* (*23*; thalamus opticus).

Зато в *среднем мозге* (*3*) зрительные центры развиты сравнительно слабо, в связи с чем полушария — известные у других позвоночных зрительные доли — занимают лишь часть крыши этого отдела под именем *передних холмов*. Позади них у млекопитающих располагаются слуховые центры, формирующие *задние холмы*; соответственно крыша среднего мозга представляет собой *четверохолмие* (*18*; corpora quadrigemina). Желудочек среднего мозга зажат его толстыми стенками в узкий канал, названный *мозговым водопроводом* (*19*).

Мозжечок (*20*) *развит* очень хорошо и монолитен, т. е. лишён, как и у птиц, внутренней полости. Его поверхность всегда образует многочисленные мелкие складки. Центральный продольный ряд поперечных складок назван *червяком* (*12*), по бокам к нему примыкают *полушария мозжечка*, а в стороны выступают небольшие булавовидные придатки — так называемые *клочки* (*5*; flocculi). На поверхности *продолговатого мозга*, к которому мозжечок примыкает сверху, различимы три пары идущих от него толстых пучков волокон — это *ножки мозжечка*. Волокна средних ножек охватывают продолговатый мозг снизу широким обручем — *мостом* (*4*), который заметен только у млекопитающих и традиционно объединяется с мозжечком под именем *заднего мозга* (metencephalon).

Мозжечок играет важную роль в координации движений, автоматически обрабатывая обширную информацию, приходящую от органов внешнего (кожного) и внутреннего осязания (например, от мускульных веретён как основа мышечного чувства), а также от рецепторов внутреннего уха (воспринимающих ускорения). Оценивая по этим сигналам результаты предыдущих двигательных команд, он вырабатывает слабые тормозные импульсы, умеряющие интенсивность последующих команд.

Продолговатый мозг (*7*) представляет собой не просто сильно изменённый, развернутый участок нервной трубки, включающий *четвёртый желудочек*, или *ромбовидную ямку* (*21*). Он утолщен благодаря наслоению снизу новых пучков продольных волокон (так называемых *пирамид*; *6*) и скоплений нейронов (*олив*).

Головные нервы. У млекопитающих чётко представлены все 12 пар головных нервов (первоначально описанных на материале анатомии человека). Как и другие амниоты, звери имеют *подъязычный* головной нерв (XII), который у анамний в норме выходит позади черепа и не имеет статуса головного нерва. В связи с мощным развитием трапециевидного мускула оказалась гипертрофирована и приобрела самостоятельность иннервирующая его прядь нервных волокон, бывшая ветвь блуждающего (X) нерва — *добавочный нерв* (XI), отходящий от спинного мозга в области шеи, но наружу выходящий через отверстие в черепе вместе с IX и X нервами. Наконец, только у млекопитающих *лицевой* нерв (VII), собственный

нерв подъязычной дуги, посылает несколько крупных поверхностных ветвей к принадлежащим этой дуге *мимическим мышцам*.

Органы чувств. *Орган обоняния.* Обоняние играет в ориентации и в коммуникации большинства млекопитающих чрезвычайно важную роль. У них обнаружены специфические адаптации и к формированию *индивидуального запаха*, и к его фиксации путем растворения соответствующих летучих веществ в липидах, выделяемых сальными железами, и к запаховому мечению территории. У хищников некоторые повадки направлены на маскировку собственного запаха, способного предупредить потенциальную жертву о приближении охотника. *Орган обоняния* расположен в задней верхней части *носовой полости* (см. рис. 163, *Б*), в стороне от её респираторного отдела. Главную предпосылку высокой чувствительности зверей к запахам составляет значительная величина поверхности *обонятельного эпителия*, в толще которого между крупными *опорными* клетками скрыты мелкие *рецепторные клетки*. Эти *первично-чувствующие клетки* уникальны, поскольку самостоятельно передают импульс по своему отростку в *обонятельную луковицу* головного мозга. Последняя одета спереди и с боков ажурной костной оболочкой — *продырявленной пластинкой* (lamina cribrosa) *срединной обонятельной* кости (*24*; mesethmoideum). Вперед от этой пластинки выступают *обонятельные раковины* (*23*), тонкие костные лепестки, покрытые *обонятельным эпителием*. Обоняние высоко развито у подавляющего большинства зверей, которые по этому признаку относятся к макросматам. Но среди млекопитающих известны и микросматы, отличающиеся сравнительно слабым развитием обоняния, — ластоногие, сирены, китообразные и большинство приматов.

По своей разрешающей способности обонятельный анализатор млекопитающих, т. е. периферический рецепторный отдел вместе с проводящими путями и центральным аппаратом мозга, обычно уступает таковому рыб, способных воспринимать обонятельные стимулы в меньших концентрациях, чем млекопитающие (на четыре порядка). Но считается, что собака способна запомнить индивидуальный запах любого из $6 \cdot 10^9$ человек, живущих сейчас на Земле, и отличить его в условиях чрезвычайного зашумления среды.

Орган вкуса. Вкусовые рецепторы у большинства млекопитающих (во вкусовых сосочках языка) способны воспринимать все четыре основных качества пищи — горькое, солёное, кислое и сладкое, однако число рецепторов у большинства млекопитающих невелико (десятки или сотни; у человека — тысячи), а вкусовые предпочтения обычно неясны.

Острота и частотный диапазон чувствительности слуха млекопитающих чрезвычайно высоки (до 17 октав) и тесно сопряжены с голосом этих животных. Важно, что их слуховой анализатор обладает исключительно ровной чувствительностью слуха в пределах всей воспринимаемой звуковой полосы. Высокие требования к слуху заданы собственными звуковыми сигналамии животного, издаваемыми при *коммуникации* и особенно *эхолокации*. У рукокрылых генератором локационных сигналов (частотой до 40—80 кГц) служат *ротовой аппарат* и *нос*, у зубатых китов (частота до 200 кГц) — система *воздушных мешков надчерепного носового прохода*. Орган слуха млекопитающих (рис. 168) организован по-другому, чем у рептилий и птиц, построен на существенно иной морфологической основе. Для *внутреннего уха* характерна более длинная, чем у птиц, образующая несколько полных витков *улитка* (*16*) с расположенным по всей её длине *кортиевым органом*. Последний размещён на *базилярной мембране*, локальные резонансные

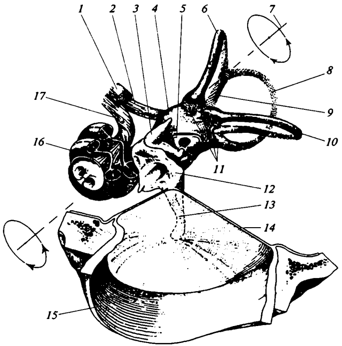


Рис. 168. Части левого среднего и внутреннего уха млекопитающего (собаки), улитка и вестибулярный аппарат показаны как бы на просвет сквозь кость, от барабанной кости сохранена лишь часть ободка наружного слухового прохода. Вид вполоборота сбоку и сверху:

1 — слуховой нерв (VIII); *2* — вестибулярная ветвь слухового нерва (VIII); *3* — наковальня; *4* — преддверие; *5* — стремя; *6* — передний полукружный канал; *7* — ось поворотов молоточка и наковальни при вибрации (стрелками показано их направление); *8* — задний полукружный канал; *9* — общая ножка двух полукружных каналов; *10* — латеральный полукружный канал; *11* — ампулы полукружных каналов; *12* — молоточек; *13* — рукоятка молоточка; *14* — барабанная перепонка; *15* — фрагмент наружного слухового прохода; *16* — улитка (условно вскрыта); *17* — кохлеарная ветвь слухового нерва (VIII) к улитке

свойства которой плавно меняются по его длине, как и частотная настройка отдельных рецепторных («волосковых») клеток; на этом основан частотный анализ звуков. В среднем ухе *звукопередающий аппарат* образован цепочкой из трёх *слуховых косточек* — это *молоточек* (*12*), чей длинный отросток под названием *рукоятки* (*13*) распластан по *барабанной перепонке* (*14*), затем *наковальня* (*3*) и, наконец, *стремя* (*5*). Эта тройственность слуховых косточек, вероятно, представляет собой не средство повышения функциональной эффективности, а, как указано далее (с. 440), случайный по отношению к этим свойствам результат пройденного млекопитающими неповторимого эволюционного пути. Ещё одна специфическая особенность среднего уха — вмещающий его костный *слуховой барабан* (bulla tympani). У млекопитающих развито сложное и крупное *наружное ухо* — это защищающий *барабанную перепонку* глубокий *наружный слуховой проход* (*15*), образованный *барабанной* костью, и армированная хрящом *ушная раковина*, подвижная и нередко довольно крупная. Последняя выполняет роль

рефлектора, направленно повышающего чувствительность уха, и частотного *фильтра*. Кроме того, подвижные ушные раковины способствуют сравнительно высокой точности (до 6—8°) локализации источников звука в пространстве.

Орган зрения. Зрению у млекопитающих принадлежит в целом более скромная роль, нежели обонянию и слуху. Для многих групп сохраняют силу первичные адаптации к сумеречному или ночному образу жизни, существуют и роющие слепые формы (кроты, слепыши, но особенно сумчатый крот *Notoryctes*). В то же время у некоторых ночных зверей, например хищников, таких как кошачьи, для которых важен визуальный контроль за добычей, эти адаптации выразились в относительном увеличении *глазного яблока*, *зрачка*, *хрусталика*, наконец, в формировании *зеркальца* (из пластинок гуанина, как в рыбьей чешуе) позади *сетчатки*. Благодаря зеркальцу *зрачки* «светятся», когда зверь смотрит на свет, при этом лучи проходят сквозь *сетчатку* дважды. Как и у других амниот, аккомодация (наводка глаза на фокус) у млекопитающих обеспечивается за счет деформации *хрусталика*, которую контролирует возникающий из глазного бокала гладкий *ресничный* мускул.

По уровню развития зрительного анализатора звери заметно отстают от птиц, что, несомненно, связано с сумеречным образом жизни древних млекопитающих, с обитанием в лесной подстилке. Размеры глаз у млекопитающих, как правило, относительно невелики и составляют, в частности, у человека всего 1 % от общей массы головы, тогда как у скворца, например, этот показатель достигает 15 %. *Колбочки* сетчатки не имеют светофильтров (цветных жировых капель), какие присущи пресмыкающимся и птицам. Поэтому способность к цветовому зрению основана только на избирательной спектральной чувствительности используемых *зрительных пигментов*. Но, имея только два таких пигмента, большинство млекопитающих способны исключительно к двухцветному зрению, не воспринимают красного. Правда, у крысы зона поглощения одного из двух пигментов заходит в ближнюю ультрафиолетовую область (с длиной волны 359 нм, как и у птиц). Лишь обезьянам Старого Света и человеку (а также части самок обезьян Нового Света), обладателям трёх зрительными пигментами в колбочках (зоны поглощения 430, 530 и 560 нм), присуще трёхцветное зрение.

Аккомодационная способность хрусталика глаза млекопитающих существенно уступает таковой птиц, и у человека, например, в детстве не превышает 13,5 диоптрий, заметно снижаясь с возрастом. У птиц же, особенно ныряющих, аккомодация глаз может достигать 40—50 диоптрий. Наконец, млекопитающие обычно значительно уступают большинству птиц и по плотности расположения рецепторных клеток в сетчатке глаз. Так, у птиц в области центральной ямки (*fovea*) она превышает 10^6/мм^2, тогда как у человека эта величина едва достигает 125 000/мм^2, а к периферии сетчатки снижается почти в 10 раз.

Органы пищеварения. Пищеварительный тракт у сумчатых и плацентарных открывается самостоятельным *анальным отверстием*; в отличие от однопроходных (Monotremata) обладателей *клоаки*. На переднем конце тракта благодаря существованию мягких *губ* и *щёк* ротовой полости предшествует *преддверие*.

Преддверие рта — особая полость, присущая большинству млекопитающих (кроме однопроходных и китообразных) и расположенная за мясистыми губами. Она очень важна для жевания корма, поскольку позволяет контролировать положение обрабатываемой порции с наружной стороны зубного ряда. У некоторых обезьян и многих грызунов полость преддверия рта продолжается назад в виде

защёчных мешков, особенно крупные у хомяков. Эти полости используются для накопления и транспортировки семян или других кормовых объектов.

Зубная система млекопитающих (рис. 169) текодонтна: зубы погружены своими корнями в глубокие ячейки на костных челюстях — *альвеолы* и укреплены там соединительно-тканными волокнами (как у крокодилов). Затем эта система *гетеродонтна* — зубы дифференцированы по форме и величине, приспособлены для выполнения различных операций. Образованные ими поверхности для раздавливания пищевых объектов, гребни для разрезания, нередко собранные в серии — своего рода «тёрки», и конические вершины для прокалывания плотно смыкаются (устанавливают *окклюзию*), благодаря чему и достигается особо эффективная обработка корма.

Важная особенность млекопитающих — ограничение генераций зубных рядов. После перехода с молочного вскармливания на самостоятельное питание у детёнышей большинства млекопитающих функционируют *молочные зубы*, которые позже по достижении челюстями определенных размеров сменяются на постоянный (дефинитивный, т. е. окончательный) набор зубов. Ещё позже к ним добавляются коренные щёчные зубы, не имеющие предшествующей молочной генерации.

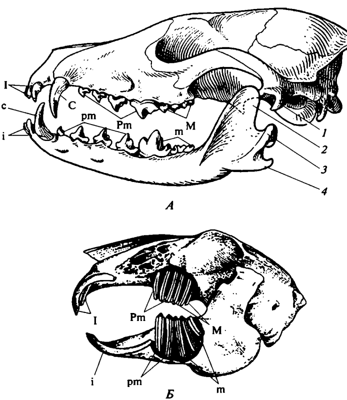


Рис. 169. Зубная система млекопитающих:

А — лисица (*Vulpes vulpes*); *Б* — кролик (*Oryctolagus cuniculus*); I, i — резцы ; C, c — клыки; Pm, pm — предкоренные зубы; M, m — коренные зубы; *1* — ямка челюстного сустава на черепе; *2* — венечный отросток нижней челюсти; *3* — сочленовный отросток; *4* — угловой отросток. Прописными латинскими буквами обозначены зубы верхней челюсти, строчными — зубы нижней челюсти

Таким образом, *полифиодонтия* (система регулярного замещения зубов), характерная для рыб, амфибий и большинства рептилий, заменена у млекопитающих на *дифиодонтию*, при которой существуют лишь две смены зубов с однократным замещением молочных зубов постоянными. Подобные ограничения сложились, по-видимому, ещё у триасовых примитивных млекопитающих (примером может служить *Morganucodon*; см. рис. 180, *б*), у более ранних зверообразных рептилий существовало до шести сменяемых зубных генераций. Отказ от полифиодонтии, ограничение числа зубных генераций, обеспечивал постоянство *окклюзии* зубных коронок, что косвенно свидетельствует о её значении для эффективной обработки пищи. Вероятно, с формированием специализированного дефинитивного зубного аппарата, открывающего млекопитающим широкие возможности для пищевых адаптаций, связано и прекращение роста у этих животных по достижении половой зрелости, чего не наблюдается, например, у рыб, амфибий и рептилий.

В *гетеродонтной* зубной системе млекопитающих (рис. 169) различают четыре категории зубов. Расположенные впереди *резцы* (incisivi; I, i), сравнительно простые по форме долотообразные зубы, у грызунов и зайцеобразных обладающие неограниченным ростом и поэтому состоящие из одной лишь коронки; корня они лишены. Резцы позволяют откусывать фрагменты от податливых объектов (в специализированном варианте у зайцеобразных и грызунов — эффективно скоблить и резать более твёрдые материалы). За ними в полном наборе (например, у хищных) следует одна пара *клыков* (canini; рис. 169, *А*, C, c), которые приспособлены для удержания добычи и для умерщвления жертв, поскольку позволяют наносить им наиболее серьезные повреждения. Далее назад расположены щёчные зубы, более сложные, многовершинные — *предкоренные* (premolares; Pm, pm) и *коренные* (molares; M, m), используемые для измельчения корма. Коренные отличаются более крупными размерами, более сложной коронкой, нередко увеличенным количеством корней и отсутствием молочной смены.

Набор зубов строго специфичен для видов и групп и высококонсервативен. Его состав передаёт зубная формула, важный компонент характеристики для видов и таксонов. В частности, для видов, изображённых на рис. 169, зубная формула лисицы имеет следующий вид: $I\ {}^3/_3$, $C\ {}^1/_1$, $Pm\ {}^4/_4$, $M\ {}^3/_2 \times 2 = 42$. На рис. 169, *А* видно, что у неё два щёчных зуба резко увеличены — четвёртый верхний предкоренной (Pm_4) и первый нижний коренной (m_1). Это так называемые хищные, или хищнические, зубы, их острые гребни представляют собой режущую пару, действуя по принципу ножниц. У кролика на месте отсутствующих клыков в зубном ряду остаются широкие промежутки — диастемы, зубная формула — $I\ {}^2/_1$, $C\ {}^0/_0$, $Pm\ {}^3/_2$, $M\ {}^3/_3 \times 2 = 24$. Диастема встречается у многих растительноядных зверей — грызунов, копытных и т. п.

При специализации в питании грубыми растительными кормами (у грызунов, зайцеобразных, копытных, слонов и пр.) увеличивается высота зубных коронок, чем компенсируется их неизбежный ускоренный износ. Материал, образующий необычно высокую коронку, неодинаков по твёрдости, включает вертикальные слои особо твёрдой эмали, разделённые промежутками из более мягких материалов — дентина, а у многих и цемента. Износ коронки, который фактически формирует рабочие поверхности зубов, оказывается неравномерным, и в результате эта поверхность получается ребристой, как тёрка. У некоторых зубов коронка может нарастать пожизненно, имеет неограниченную высоту, до формирования корней

дело не доходит; таковы, прежде всего, резцы грызунов и зайцеобразных (но нередко и щечные зубы, как у кролика — рис. 169, *Б*, Pm, pm, M, m).

У слонов, помимо бивней, образованных резцами, в челюстях имеется на каждой стороне по одному щёчному зубу сверху и снизу. Они имеют высокую коронку с набором стоящих поперечно дентиновых гребней, облицованных эмалью. После стирания коронки зуб выпадает и заменяется новым, приползающим сзади (горизонтальная смена зубов). Всего имеется шесть смен. Для трубкозубов (Tubulidentata), а также броненосцев и ленивцев из неполнозубых (Edentata) характерна ускоренная компенсация износа щёчных зубов, поскольку эти зубы однослойны (эмаль утрачена) и процесс прироста ограничен лишь откладкой дентина.

Слюнные железы чётко выражены и достигают значительных размеров; слюна содержит слизистый и белковый компоненты, в частности фермент амилазу, разлагающий крахмал. Кроме того, она имеет слабую щелочную реакцию и важна для обработки пищи в ротовой полости, а у жвачных животных — и в желудке. Известны четыре категории слюнных желёз; протоки нижнечелюстной и подъязычной (подразделенной на две) открываются в дне ротовой полости, а секрет околоушной и более мелких щёчных желёз поступает сверху в преддверие рта. *Нижнечелюстная* железа (glandula mandibularis) лежит под кожей снизу между половинками нижней челюсти и немного позади неё, раздвоенная *подъязычная* железа (gl. sublingualis) занимает желобок между нижней челюстью и языком, *околоушная* железа (gl. parotis) располагается впереди и ниже наружного слухового прохода у основания ушной раковины, частично выползая на щеку, *щёчные железы* (glgl. buccales) рассеяны снаружи при основаниях щёчных зубов.

Язык млекопитающих — чисто мышечный орган; благодаря пересечению мускульных волокон в его толще во всех трёх направлениях он обладает свободной и сложной подвижностью. На своей поверхности он несёт чувствительные вкусовые сосочки, перемещает в ротовой полости обрабатываемый корм и выполняет немало иных манипуляторных операций. Это и вылизывание шерсти при груминге или уходе за детёнышами, и лакание воды. У некоторых зверей язык достигает большой длины: ехидне и муравьедам тонкий покрытый липкой слюной язык помогает собирать мелких насекомых, а жирафам — захватывать при кормёжке листья в кронах деревьев.

Глотка представляет собой короткий отдел, следующий за ротовой полостью. Сюда открываются *вторичные хоаны*, возникшие в результате развития длинного твёрдого и мягкого нёба, а также парные *слуховые трубы*, фактически расположенные впереди от края вторичного нёба, в области носоглотки. Позади на вентральной стороне глотки открывается поперечно вытянутый вход в гортань, за которым глотка переходит в пищевод.

Пищевод (oesophagus)у млекопитающих удлинён, поскольку *желудок*, к которому он направляется, заметно смещён назад диафрагмой.

Желудок (gaster; рис. 170, *6*; рис. 171) чрезвычайно разнообразен по своей организации. У хищных и других потребителей сравнительно высокопитательных кормов он довольно прост, как и у человека. Его расширенная основная часть — это *кардиум* (cardium), стенки которого выстланы многочисленными секреторными клетками. Здесь происходит переваривание пищи в присутствии соляной кислоты с помощью ряда ферментов, таких как пепсин и химозин. Однако продукты желудочного расщепления питательных соединений имеют слишком крупные мо-

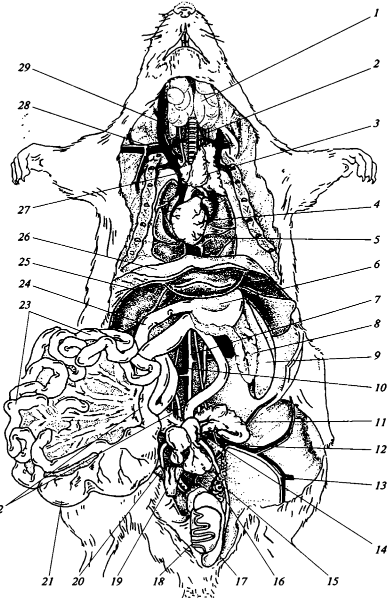


Рис. 170. Внутренние органы самца серой крысы (*Rattus norvegicus*):

1 — лимфатические железы; *2* — трахея; *3* — зобная железа; *4* — сердце; *5* — левое лёгкое; *6* — желудок; *7* — спинная аорта; *8* — поджелудочная железа; *9* — селезёнка; *10* — задняя полая вена; *11* — семенной пузырек; *12* — наружные подвздошные артерия и вена; *13* — бедренные артерия и вена; *14* — мочевой пузырь; *15* — предстательная железа; *16* — семяпровод; *17* — придаток семенника; *18* — семенник; *19* — головка полового члена; *20* — препуциальная железа; *21* — слепая кишка; *22* — толстая кишка; *23* — тонкий кишечник; *24* — двенадцатиперстная кишка; *25* — печень; *26* — диафрагма; *27* — правая передняя полая вена; *28* — подключичные артерия и вена; *29* — наружная ярёмная вена

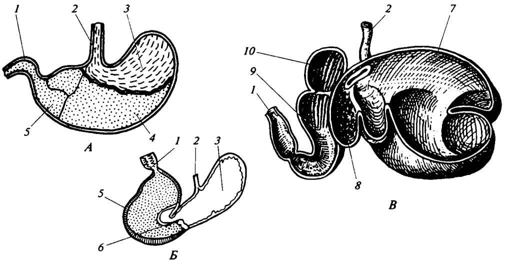


Рис. 171. Варианты строения желудка у растительноядных млекопитающих. Вид со стороны брюха, вентральная стенка срезана:

А — серая крыса; *Б* — лесная полевка (*Clethrionomys*); *В* — жвачное парнокопытное (крупный рогатый скот); *1* — двенадцатиперстная кишка; *2* — конечный отрезок пищевода; *3* — пищеводная часть желудка с ороговевшим эпителием; *4* — железистый эпителий; *5* — пилорический отдел желудка; *6* — пограничная складка; *7* — рубец; *8* — сетка; *9* — сычуг; *10* — книжка

лекулы для прямого усвоения, и поэтому в желудке большинства млекопитающих, в том числе и человека, могут всасываться только вода и алкоголь. Более узкий конечный *пилорический отдел* желудка (рис. 171, *5*; pylorus) охвачен сильной кольцевой мышцей. Это так называемый привратник, *пилорический сфинктер*, временно изолирующий полость желудка от двенадцатиперстной кишки.

Итак, переваривание белков в кислой среде желудка (при pH 2—4), которая активирует *пепсин*, приводит к разрушению лишь некоторых пептонных связей между небольшим числом определённых аминокислот. Дальнейшее разрушение аминокислотных цепочек осуществляется в щелочной среде (pH 7—9) тонкого кишечника под действием секретируемых поджелудочной железой *трипсина* и *карбоксипептидазы*, а завершающие стадии разделения пептидных связей происходят с участием *аминопептидазы* и *дипептидазы*, выделяемых стенкой тонкого кишечника. Переваривание жиров происходит в тонком кишечнике под действием *липазы*, которую секретирует поджелудочная железа. Однако для этого они должны быть переведены в эмульсию при участии жёлчных кислот, секретируемых печенью. Продукты гидролиза жиров (глицерин и жирные кислоты) всасываются в тонком кишечнике. Здесь же происходит и усвоение простых сахаров или предварительная гидролизация дисахаридов и полимерных углеводов (например, крахмала) с помощью *амилазы*, поставляемой поджелудочной железой. В толстом кишечнике происходит главным образом реабсорбция воды, а в прямой кишке накапливаются конечные продукты пищеварения, подлежащие удалению из организма.

Питательные материалы, образовавшиеся в кишечнике в результате пищеварения, имеют двоякую судьбу. Глюкоза и аминокислоты всасываются через мембра-

ны клеток и поступают в кровь, а жиры ресинтезируются клетками и передаются в лимфу, образуя в ней эмульсию.

У растительноядных зверей в переваривании грубых, в том числе клетчатковых, кормов важную роль играют симбиотические микроорганизмы, которые, во-первых, выделяют недоступные многоклеточным животным ферменты, а во-вторых, сами составляют пищевой ресурс, служат продуцентами белков и витаминов. В связи с этим у хомяков и многих других грызунов увеличена передняя часть желудка (рис. 171, *3*), возникающая как расширение конечной части пищевода и выстланная *ороговевшим эпителием*. У жвачных парнокопытных (быков, козлов, баранов, антилоп, оленей), помимо огромной ёмкости ферментатора (*рубца* — rumen; *7*), настоящему желудку (это *сычуг* — abomasus; *9*) предшествуют еще два отдела. Один из них (*сетка* — reticulum; *8*) выделяет из сброженной в рубце массы небольшую порцию (жвачку) и отправляет её в ротовую полость для пережёвывания, а другой (*книжка* — omasum; *10*) принимает её снова в виде жидкой кашицы и, пропуская между своими листочками, извлекает из неё наиболее ценные вещества. Поддерживать адекватную среду для деятельности симбиотических микроорганизмов в рубце жвачных помогает слюна, которая содержит слабый раствор соды, снижающей кислотность сбраживаемой растительной массы. Количество слюны, выделяемой у жвачных в течение суток, составляет до трети от массы тела или до половины общего количества влаги, содержащейся в организме.

Симбиотические микроорганизмы, поставляющие ферменты-целлюлазы для расщепления клетчатки в сложном желудке жвачных, — это анаэробные бактерии и простейшие, среди которых преобладают инфузории. Количество микроорганизмов в содержимом рубца может превышать несколько сотен тысяч на 1 мл. Их ферментативная деятельность даёт продукты гидролиза клетчатки, доступные для усвоения животному-хозяину. Однако не менее важной является способность симбиотических организмов синтезировать белки на основе неорганических азотистых соединений, например мочевины, которая в более типичных случаях удаляется из организма в качестве конечного продукта белкового распада. Экспериментально показано, что добавление мочевины в пищу коров позволяет животным дополнительно получить за счёт деятельности желудочных микроорганизмов до 100 г белка в день. Особенно важную роль играет синтез белка за счёт симбиотических микроорганизмов у животных, существующих на обеднённой белковой диете, например у верблюдов и овец. Было замечено, что в моче верблюда мочевина практически отсутствует. Выяснилось, что у этих животных традиционный азотистый метаболит не удаляется из организма, а заново поступает в желудок либо через его стенку, либо через слюну. Здесь мочевина гидролизуется до углекислоты и аммиака, который затем используется в синтезе белка, что и позволяет верблюду существовать на диете из растений с низким содержанием белков. Наконец, практически все витамины группы В (особенно витамин B_{12}) жвачные получают благодаря синтезу этих соединений симбиотическими микроорганизмами.

Сложный желудок встречается и у некоторых нежвачных и неродственных друг другу животных, таких, например, как ленивцы, обезьяны-тонкотелы и разнообразные растительноядные сумчатые. У части растительноядных нежвачных форм, например у зайцеобразных, а также многих грызунов ферментатором служит слепая кишка.

Тонкая кишка (см. рис. 170, *23*; intestinum), которая следует за желудком, как и у других позвоночных, принимает в самое начало *жёлчный проток* и *пан-*

креатический проток (от поджелудочной железы). Этот начальный отрезок — *двенадцатиперстная кишка* (*24*; duodenum), переходящая без чёткой границы далее в *тощую кишку* (jejunum) и затем в *подвздошную кишку* (ileum). Как уже сказано, в тонкой кишке пищеварение проходит в щелочной среде под влиянием жёлчи, панкреатического сока и кишечного сока, секретируемого мелкими железами. Все эти выделения очень обильны, тонкая кишка заполнена весьма жидким содержимым, так называемым химусом. Здесь происходит ферментативное расщепление компонентов пищи, а также всасывание его продуктов и электролитов.

Тонкая кишка открывается в значительно более широкую заднюю кишку, и притом заметно отступя от её начала, так что формируется Т-образное соединение. Одно горизонтальное плечо продолжается в виде довольно длинной *толстой кишки* (*22*; colon), а другое замкнуто на конце и представляет собой *слепую кишку* (caecum; см. рис. 170, *21*). Это как бы загрузочный бункер толстой кишки, откуда непереваренные остатки пищи начинают движение по этому высушивающему конвейеру. Стенки толстой кишки поглощают воду по чисто осмотическим причинам. Слепая кишка образует у зайцеобразных (зайцев, кроликов, пищух), но также и у многих грызунов объёмистую полость, в которой при участии симбионтов происходит сбраживание целлюлозы. Но содержимое слепой кишки беднее по химическому составу, чем корм, поступающий в желудок, поскольку оно уже прошло отделы кишечника, где происходит пищеварение. По этой же причине составляет проблему переваривание продукта данного ферментатора. Ради его усвоения он должен пройти желудок и тонкий кишечник по второму кругу, что достигается за счет *копрофагии*: на отдыхе зайцеобразные и многие грызуны по завершении процесса ферментации выделяют содержимое слепой кишки в виде особых гранул помета, которые проглатывают. Конечный отдел задней кишки — это *прямая кишка* (rectum), которая накапливает сформированные в толстой кишке экскременты (результат частичного обезвоживания химуса) и удаляет их через *анальное отверстие*.

Поджелудочная железа (см. рис. 170, *8*) расположена в петле двенадцатиперстной кишки как рыхлое жироподобное образование.

Печень (*25*; hepar) представляет собой скопление энтодермальных клеток, выполняющих многие ответственные операции, такие как обезвреживание гемоглобина из отживших красных кровяных клеток (продукты его обработки образуют основу желчи), обезвреживание аммиака (из него синтезируется мочевина), общая детоксикация крови, притекающей по *воротной вене* от желудочно-кишечного тракта, и т. д. В микромасштабе клетки печени упакованы правильным образом, чем достигается их равноценное обслуживание разветвлениями четырех сосудистых сетей — *печеночной артерии*, *воротной вены печени*, *печеночной вены* и *жёлчного протока* (ductus choledochus; его начальная часть называется *печёночным протоком*). Последний образует на пути к двенадцатиперстной кишке слепое ответвление, заканчивающееся *жёлчным пузырем* (vesica fellea; у крысы и некоторых других зверей он отсутствует).

Для поддержания постоянной температуры тела млекопитающим служит химическая теплопродукция (окисление питательных веществ) наряду с физическими средствами терморегуляции (волосяным покровом, подкожным жиром). Она несколько ниже, чем у птиц, и составляет 30—33 °С у однопроходных, 34—37 °С у сумчатых и 36—40 °С у плацентарных.

Дыхательная система. Усиленное развитие обонятельной системы у млекопитающих способствовало увеличению носовой полости, но подавляющую часть её объёма занимает высокодифференцированный респираторный (дыхательный) отдел (см. рис. 163, *Б*). В нём размещены крупные *раковины* чрезвычайно сложной структуры. Костная основа верхнечелюстной (*22*; maxilloturbinale) и носовой (*21*; nasoturbinale) раковин образует в поперечном сечении подобие сот с узкими и длинными продольными ходами. Под выстилающей раковины слизистой оболочкой, смоченной выделениями специальных желёз, залегает густая венозная сеть. Вдыхаемый воздух, проходя по узким ходам раковин, согревается и увлажняется, а на обратном пути отдает тепло и воду остывшим при вдохе перегородкам. При перегреве описанный теплообменник используется только на вдохе, при выдохе же нагретый воздух выпускается через рот (собаки при этом раскрывают пасть и вывешивают язык, который ошибочно принимают за главный «радиатор»). Позади носовой полости верхние дыхательные пути продолжает *носоглотка*, отделённая от ротовой полости *мягким нёбом*, и открывается в глотку отверстием *вторичных хоан* (*27*). У многих зверей оно близко придвинуто к гортани, поскольку мягкое нёбо длиннее, чем у человека (поэтому у собаки задняя стенка глотки через пасть не видна).

При излишнем охлаждении организма согревающее тепло вырабатывается либо за счёт мускульной дрожи, либо биохимическим путём — из бурого жира, состоящего из ненасыщенных жирных кислот. Управляющий центр терморегуляции располагается в отделе промежуточного мозга — гипоталамусе.

Хрящевой остов гортани (рис. 172) включает у млекопитающих два дополнительных хряща сверх обычного для зауропсид набора. Крупный *щитовидный* хрящ (*6*; cartilago thyroidea), образующий корпус гортани, формируется из зачатков нескольких жаберных дуг. От его переднего края вверх и вперёд выступает поперечно ориентированный клапан — *надгортанник* (*2*; epiglottis) с пластинкой волокнистого хряща внутри. У многих зверей он прилегает в положении покоя сзади к краю мягкого нёба и устанавливает прямое соединение носоглотки с гортанью. При проглатывании корма надгортанник поворачиваться назад, закрывая поперечно вытянутый вход в гортань. *Перстневидный* хрящ (*5*) образует кольцо на переходе в *трахею* (*4*), а *черпаловидные* хрящи (прикрыты щитовидным хрящом), формирующие у зауропсид продольную гортанную щель, здесь поддерживают *голосовые связки* — вертикальные складки слизистой оболочки на внутренней стороне боковых стенок гортани.

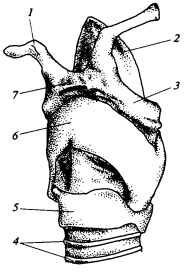


Рис. 172. Гортань кошки (*Felis catus*). Вид вполоборота снизу и слева:

1 — малый рог подъязычной кости, остаток подъязычной дуги; *2* — надгортанник; *3* — большой рог подъязычной кости, остаток первой жаберной дуги; *4* — хрящи трахеи; *5* — перстневидный хрящ; *6* — щитовидный хрящ; *7* — тело подъязычной кости, производное копулы

Трахея прилегает к пищеводу вентрально, её стенки укреплены незамкнутыми сверху хрящевыми кольцами. На конце она разветвляется на *бронхи*, которые входят в губчатые *лёгкие* (рис. 173) и там многократно делятся, образуя ветви нескольких порядков (до четвертого). Самые мелкие из них переходят в бронхиолы (*11*), которые армированы гладкими кольцевыми мышцами и открываются в собранные гроздьями сферические ячейки, *альвеолы* (*12*). Таким образом, лёгкие осуществляют газообмен только в губчатой ткани, в ячейках-альвеолах, набирающих и частично изгоняющих воздух. Высокая эффективность лёгких при таком устройстве определяется развитым внутренним бронхиальным древом, которое обеспечивает равномерное участие альвеол во взаимодействии с воздухом. Но сам принцип возвратно-поступательного движения воздуха в системе не допускает такой степени его обновления в альвеолах, как в легких птиц, где он проходит по петлевидной траектории.

Диаметр легочных альвеол у млекопитающих находится в диапазоне от 10 до 35 мкм, что создаёт в целом огромную площадь респираторной поверхности. Так, например, у человека она составляет около 100 $м^2$ при общей поверхности тела около 1 $м^2$. Для сравнения, расчётная величина респираторной лёгочной поверхности для мыши составляет 5 $м^2$/кг массы тела, что в 20 раз превышает аналогичный показатель для бесхвостых амфибий сходного размера.

Главные черты механизма дыхания (всасывания воздуха в лёгкие) у зверей определяются присутствием уже упомянутых мышц — *лестничной мышцы* (рёберное дыхание) и *диафрагмы*.

Кровеносная система. Четырёхкамерное сердце млекопитающих состоит из двух *предсердий*, каждое из которых соединено *атриовентрикулярным отвер-*

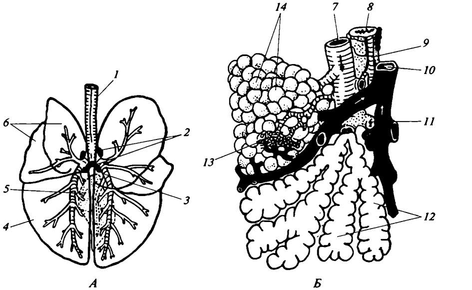


Рис. 173. Строение лёгких собаки (*Canis familiaris*):

А — схема расположения компонентов лёгких, вид с дорсальной стороны; *Б* — схема строения лёгочных долек (одна долька вскрыта); *1* — трахея; *2* — лимфатические железы; *3* — бронхиальное дерево; *4* — задняя доля лёгкого; *5* — добавочная доля; *6* — части передней доли лёгкого; *7* — ветвь лёгочной артерии; *8* — ветвь бронха; *9* — артерия бронха; *10* — ветвь лёгочной вены; *11* — бронхиола; *12* — вскрытые альвеолы; *13* — участок капиллярной сети; *14* — долька лёгкого

стием с *желудочком* своей стороны. Как и у птиц, *левый желудочек* гонит кровь в большой круг кровообращения, а более тонкостенный *правый желудочек* — в малый круг. Оба *атриовентрикулярных клапана* образованы перепончатыми створками — как левый (двустворчатый), так и правый (трёхстворчатый).

Ритм сокращения сердца зависит от возраста, физиологического состояния животного, характера активности и т. п. Так, у новорожденного ребёнка пульс сердечных сокращений в покое составляет 100 ударов/мин, тогда как у взрослого человека, в норме, он не превышает 75 ударов/мин. Для сравнения, у слона сердечный ритм в покое составляет всего 35 ударов/мин, у льва — 40 ударов/мин, у кролика — 200, мыши — 600, у летучих мышей — до 100 в покое и до 970 в полете, а у мелких землероек при энергичной двигательной активности — до 1 320 ударов/мин. Общий объём крови в организме большинства млекопитающих обычно близок к 8,5 % от объёма тела, а создаваемое сердцем систолическое давление составляет, например, у взрослого человека 120—130 мм ртутного столба. Соответствующие показатели для лошади не превышают 90 мм, у крысы — 116 мм, а у мышей — 150 мм ртутного столба. В крупных венах давление крови может опускаться до отрицательных величин, и в этом случае движению крови к сердцу во многом способствуют сокращения окружающих скелетных мышц.

Артерии большого круга. Как и у птиц, артериальная кровь из левого желудочка направляется по единственной *дуге аорты*, но не по правой, а по *левой* (рис. 174, *28*). Немного отступя от выхода из сердца, от неё отходят вперёд *общие сонные* (*1*) и *подключичные* (*3*) *артерии*, основания которых могут быть объединены в *плечеголовной ствол*. Но даже в наиболее примитивном состоянии (в том числе у крысы и у человека) правые *сонная* и *подключичная* отходят совместно в виде *безымянной артерии* (*29*; arteria innominata). Каждая общая сонная артерия делится близ головы на *наружную* и *внутреннюю сонные артерии*. Левая дуга аорты переходит в *спинную аорту* (*8*), проходя назад под позвоночником, посылает ветви к внутренним органам — *чревную артерию*, *переднюю брыжеечную* (*22*), *почечные*, *артерии гонад*, *заднюю брыжеечную* и *общие подвздошные* (*15*), после чего продолжается *хвостовой артерией* (*20*). *Общие подвздошные артерии* дают ветви к некоторым органам брюшной полости, к её стенке и затем направляются в задние конечности в виде *бедренных артерий*.

Существование у млекопитающих именно левой дуги аорты порождает вопросы, на многие из которых в наше время уже найдены вполне обоснованные ответы. Как мы помним, у завропсид левая дуга аорты несёт менее оксигенированную кровь и не даёт ветвей к голове и передним конечностям. Легко видеть, что она не имеет хорошей эволюционной перспективы, и поэтому неудивительно, что у птиц, обладателей наиболее высокого среди завропсид уровня метаболизма, она исчезла. Сохранение у млекопитающих одной лишь левой дуги аорты убедительно свидетельствует о том, что в их эволюционной истории сердце и крупнейшие артериальные стволы развивались независимым путём по отношению к завропсидам, не проходили такой стадии, какая присуща современным рептилиям. Полагают, что в эволюции синапсидных рептилий, обособившихся уже в середине каменноугольного периода, редукция артериального конуса сопровождалась его распадением не на три сосуда, как у завропсид, а на два — лёгочную артерию и общий ствол дуг аорты, поначалу вполне равноценных. Далее, понятно, почему исчезла одна из этих дуг. Дело в том, что проводимость пары сосудов хуже, чем одного ствола с суммарной площадью поперечного сечения. В двойном сосуде

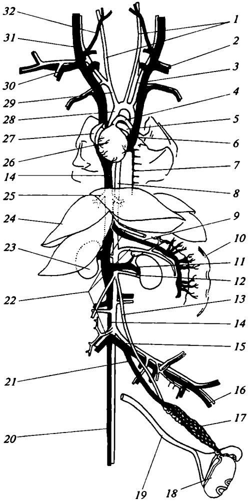


Рис. 174. Кровеносная система серой крысы (*Rattus norvegicus*):

1 — общие сонные артерии; *2* — подключичная вена; *3* — левая подключичная артерия; *4* — лёгочная артерия; *5* — левое предсердие; *6* — левая передняя полая вена; *7* — непарная вена; *8* — спинная аорта; *9* — воротная вена печени; *10* — отрезок кишечника; *11* — почечная вена; *12* — почечная артерия; *13* — передняя семенниковая артерия; *14* — задняя полая вена; *15* — общие подвздошные артерия и вена; *16* — наружные подвздошные артерия и вена; *17* — теплообменник между сосудами семенника; *18* — семенник; *19* — семяпровод; *20* — хвостовые артерия и вена; *21* — задняя семенниковая вена; *22* — артерии к кишечнику; *23* — почка; *24* — печень; *25* — печёночная вена (пунктир); *26* — желудочки сердца; *27* — правое предсердие; *28* — левая дуга аорты; *29* — безымянная артерия; *30* — наружные грудные артерия и вена; *31* — наружная ярёмная вена; *32* — внутренняя ярёмная вена

больше суммарная площадь стенок и потому сильнее выражено трение о них. Небольшое преимущество левой дуги, благодаря которому она сохранилась, возможно, состояло в её эмбриональной связи через боталлов проток (см. ниже) с лёгочным стволом, который у всех амниот отклонён именно налево.

Вены большого круга. В отличие от остальных классов челюстноротых млекопитающие не имеют воротной системы почек. *Задняя полая вена* (рис. 174, *14*) формируется у них далеко позади почек в результате слияния пары *общих подвздошных вен* и *хвостовой вены*. Выносящие вены почек впадают в *заднюю полую вену* в качестве *почечных вен* (*11*). Древо ветвления задней полой вены весьма точно повторяет систему ветвей спинной аорты, лишь вены от желудочно-кишечного тракта имеют особый путь — проходят через *воротную систему печени*. Задние кардинальные вены почти полностью редуцированы, внутри грудной клетки по бокам от позвоночника встречаются их остатки — так называемые *непарные вены* (*7*; v. azygos, у крысы — только на левой стороне). *Передние полые вены* (*6*) нередко симметричны, как, например, у крысы, но у многих зверей (и у человека) левая редуцирована, а кровь левых ярёмных и подключичной вен оттекает через правую *переднюю полую вену* по поперечному анастомозу, развившемуся впереди от сердца, — *левой безымянной вене*.

Сосуды малого круга. Общая лёгочная артерия (*4*; a. pulmonalis communis), или *лёгочный ствол* (truncus pulmonalis), отходит, как и у птиц, от *правого* желудочка, переходит на левую сторону, косо пересекая снизу основание *дуги аорты*

(*28*), и делится на парные *лёгочные* артерии. *Лёгочная вена* обычно представлена несколькими короткими сосудами (например, у крысы — тремя), впадающими в *левое предсердие* со спинной стороны.

Селезёнка — тёмно-красная лопасть серповидной формы (см. рис. 170, *9*), примыкающая слева к *желудку*, — представляет собой депо резервных кровяных клеток. От *селезёнки* кровь оттекает через *воротную систему печени*.

Большая кислородная ёмкость крови млекопитающих определяется наличием в их кровяном русле большого числа (у человека — до $5 \times 10^6 - 6 \times 10^6$ клеток/мм^3) безъядерных *эритроцитов*, способных накапливать в артериальной крови кислород до 15 % её общего объёма. *Эритроциты* млекопитающих имеют двояковогнутую форму и благодаря этому — более высокое отношение площади поверхности к массе, что создает лучшие условия для диффузии кислорода. Но срок жизни эритроцитов редко превышает у млекопитающих 10 дней (у амфибий 100 дней, у черепах 600 дней).

Выделительная система. *Почка* млекопитающих, как и у других амниот, относится к *метанефрическому* типу, номинально это *тазовая* почка, но располагается она впереди от таза, на уровне передней части брюшной полости. Чаще всего это бобовидное тело (рис. 175), к которому спереди примыкает *надпочечник* (glandula suprarenalis; см. рис. 177, *1*). *Почка* состоит из двух слоёв — наружного *коркового* (рис. 170, *14*) и глубокого *мозгового* (*15*). *Мозговое вещество* образует тупые конические выступы — *пирамиды* (*10*), обращенные вершинами внутрь обширной выводной полости, *почечной лоханки* (*9*), от которой отходит *мочеточник* (см. рис. 177, *16*). Функциональную единицу почки составляет *нефрон* — почечный *каналец*, начинающийся *почечным* (*мальпигиевым*) *тельцем*, расположенным в корковом слое почки. Оно представляет собой двухслойную чашу (*боуменову капсулу*; рис. 175, *2*) с заключённым в ней *клубочком* тонких артериальных сосудов (артериол; *3*), а из полости между её слоями выходит *каналец*. Начинаясь извитым участком (*4*; *проксимальный извитой каналец*), он переходит в *петлю Генле* — узкий и в основном прямолинейный тонкостенный канал, сложенный U-образно в виде шпильки для волос (*11*); он направлен в мозговой слой почки, располагаясь внутри пирамиды. Восходящая ветвь *петли Генле* (*8*) в своей верхней половине расширена (*6*) и более толстостенна. Она возвращается в корковый слой почки и здесь переходит в *дистальный извитой каналец* (*5*). Вместе со *многими* другими канальцами он впадает в *собирательную трубочку* (*7*), которая параллельно петлям Генле пронизывает мозговой слой и на вершине *пирамиды* открывается в *лоханку*.

Среди позвоночных животных только птицы и млекопитающие обладают способностью транспортировать соль сквозь стенку почечного канальца против градиента осмотического давления. При этом у птиц данная способность выражена слабее, поскольку петли Генле в их почках значительно короче и присущи не всем нефронам. В результате осмотическое давление их мочи может лишь вдвое превышать соответствующий показатель для плазмы крови. У млекопитающих же, выводящих высокорастворимую мочевину, осмотическое давление мочи может быть повышено по сравнению с плазмой крови в 25 раз. При этом у видов, не испытывающих регулярного дефицита влаги (например, у бобров, свиней), моча концентрируется не более чем в 2 раза, тогда как у обитателей пустынь и морских млекопитающих концентрирующая способность почек максимальна.

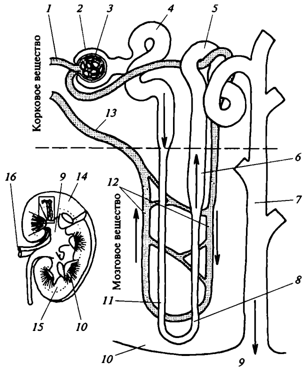


Рис. 175. Строение почки млекопитающего. На мелком изображении схематического разреза целой почки прямоугольником указано место расположения нефрона и его кровеносных сосудов, изображенных на главной схеме:

1 — артерия; *2* — боуменова капсула; *3* — клубочек артериол; *4* — проксимальный извитой каналец, где из первичной мочи реабсорбируются глюкоза, аминокислоты, витамины и частично соль, а вместе с ней и вода до достижения осмотического равновесия (изотоничности) в мозговом веществе; *5* — дистальный извитой каналец; *6* — толстый конечный отрезок восходящего колена петли Генле, активно переносящий соль через стенку из мочи наружу (и таким образом не выпускающий её за пределы мозгового вещества почки); *7* — собирательная трубочка, в которой моча теряет основную массу воды и часть мочевины; *8* — тонкий отрезок восходящего колена петли Генле, в котором соль пассивно выходит из мочи (по градиенту концентрации); *9* — почечная лоханка; *10* — пирамида; *11* — нисходящее колено петли Генле, без потерь транспортирующее до вершины пирамиды мочевину и оставшуюся соль, с многократным нарастанием концентрации из-за ухода воды под влиянием осмотического градиента; *12* — прямые сосуды; *13* — вена; *14* — корковое вещество; *15* — мозговое вещество; *16* — почечные артерия и вена. Стрелки показывают направление хода жидкостей

Как и у других позвоночных, почка млекопитающих действует по фильтрационно-реабсорбционному типу. Сначала в *почечном тельце* сквозь пористые стенки *артериол* и *боуменовой капсулы* в просвет канальца выжимается плазма крови — вода с растворенными в ней веществами, но только без белков. Особую роль для эффективности фильтрации играет создаваемый энергией сердца перепад давления в артериолах, дополнительно поддерживаемый сужением выходного сосуда. Определённая доля этого перепада тратится на преодоление коллоидного осмотического давления белков. Концентрации остальных веществ в получившемся фильтрате (первичной моче) таковы же, как и в крови, поскольку они удаляются из неё вне зависимости от значения этих веществ для организма.

В начальном извитом канальце многие необходимые вещества, прежде всего глюкоза, витамины, аминокислоты и часть ионов, всасываются назад. Оставшаяся жидкость — в основном разбавленный раствор соли и мочевины — направляется по *петле Генле* в мозговой слой почки, в область пирамиды, где поддерживается высокое осмотическое давление тканевой жидкости (вне канальцев) в силу высокой концентрации в ней соли и мочевины. Благодаря хорошей проницаемости стенок *нисходящего колена петли Генле* для воды она интенсивно выходит из канальцевой жидкости вплоть до достижения осмотического равновесия с окружающей жидкостью, отчего концентрация мочи повышается у разных зверей в 5—16 раз. Стенки *восходящего колена петли Генле* легко проницаемы для соли (но не для воды и лишь слабо — для мочевины). Соль пассивно покидает мочу по мере движения по канальцу в область менее концентрированной тканевой жидкости, а в его верхней, толстостенной части NaCl активно выводится наружу с затратой значительной энергии. Это главная энергозатрата в деятельности почки, возможно, ею объясняется редукция воротной системы, благодаря которой почка получает только артериальную, богатую кислородом кровь. Активное удаление ионов натрия и хлора из мочи как раз и запускает процесс их *накопления* в тканевой жидкости и в конечном счёте — эффективную реабсорбцию воды, приводящую к выделению концентрированной мочи. После *петли Генле* вернувшаяся в область коркового слоя моча переходит в *конечный извитой каналец*, эпителий которого может секретировать некоторые вещества. Жидкость в нём имеет заметную концентрацию мочевины, но не соли. Проходя по *собирательной трубочке* сквозь *пирамиду* с её гипертонической средой, моча опять интенсивно отдаёт воду и приобретает высокую концентрацию мочевины. Проницаемость стенок трубочки для воды регулируется *передней долей гипофиза*, выделяющей *вазопрессин*, или *антидиуретический гормон* (АДГ). Нижняя часть трубочки высокопроницаема для мочевины, которая частично покидает мочу и пассивно, по градиенту концентрации переходит в тканевую жидкость; здесь её накопление дополнительно повышает осмотическое давление. Вода, попадающая из *собирательной трубочки* в эту жидкость и непрерывно разбавляющая её, удаляется кровью, которая прошла через *клубочек* и по особым *прямым сосудам* (*12*) сопровождает *петлю Генле*.

Таким образом, в процессе концентрирования первичной мочи не происходит ни активного переноса воды через стенку канальца, ни секреции мочевины. Эти вещества диффундируют пассивно, в соответствии с осмотическим градиентом. Активно происходит только перенос NaCl в конечном участке *восходящего колена петли Генле*, который не позволяет соли покинуть мозговое вещество почки, фактически запирая её в этой зоне. Нисходящее колено, стенки которого непроницаемы для электролитов, без потерь транспортирует соль к вершине пирамиды (с нарастанием концентрации, поскольку вода свободно диффундирует наружу) и лишь на конце петли начинает выпускать её в окружающую тканевую жидкость. Таким образом, длинная *петля Генле* выполняет роль *противоточной умножительной системы*, создающей градиент концентрации соли в тканевой жидкости мозгового слоя почки. Но важна и задача поддержания этого градиента, компенсации непрерывного разбавления соли извлекаемой из первичной мочи водой. Эту воду уносят из пирамиды *прямые сосуды* — петли артериол, куда кровь поступает после клубочков. Они образуют вторую противоточную систему.

Мочеточник от каждой из двух почек впадает непосредственно в *мочевой пузырь* (см. рис. 170, *14* и рис. 177, *13*), в его шейку вблизи отверстия *мочеиспускательного канала* (см. рис. 177, *12*), который возникает в результате проходящего у эмбриона подразделения клоаки и открывается в *мочеполовой синус* или у самок непосредственно наружу (у самки крысы — отдельным мочевым отверстием; см. рис. 177, *9*).

Репродуктивная система. *Половые органы самца.* Мужские половые железы, гладкие яйцевидные *семенники* (рис. 170, *18*; testis) у большинства млекопитающих располагаются в особых выпячиваниях брюшной полости, формирующих *мошонку*, где для них создаётся прохладный температурный режим. У некоторых зверей семенники опускаются в мошонку только на время брачного периода (например, у насекомоядных, зайцеобразных), у представителей немногих групп они постоянно находятся в брюшной полости (например, у китообразных, сирен, слонов). Яйцевидные семенники (рис. 176, *А*) пребывают в состоянии тургора, вся их толща пронизана *канальцами* (*5*), в стенках которых происходит массовое формирование сперматозоидов. *Семенник* слегка охвачен *придатком семенника* (*1*; epididymis), остатком *мезонефрической почки*, соединяющим сеть семенника (*4*; продолжение системы его канальцев) с мочеточником этой почки, т. е. вольфовым каналом, выполняющим роль *семяпровода* (*3*; vas deferens, ductus spermaticus). Семяпроводы вместе с *мочеиспускательным каналом* входят в *мочеполовой синус* — канал *уретры*, проходящий внутри *полового члена* (penis; см. рис. 170, *19*). В основание уретры впадают также протоки окружающей его

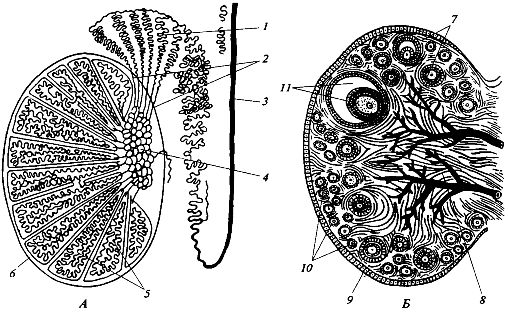


Рис. 176. Схемы строения гонад млекопитающих:

А — семенник вместе с придатком; *Б* — яичник; *1* — придаток семенника; *2* — семявыносящие канальцы; *3* — семяпровод; *4* — сеть семенника; *5* — извитые канальцы, где формируются сперматозоиды; *6* — белочная оболочка семенника; *7* — корковая область яичника; *8* — мозговое вещество яичника; *9* — зачатковый эпителий; *10* — клетки паренхимы яичника; *11* — наиболее зрелый фолликул с яйцеклеткой

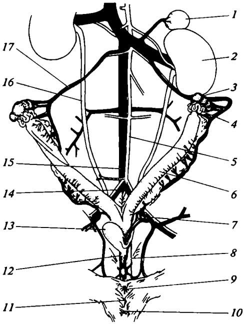


Рис. 177. Мочеполовая система самки серой крысы (*Rattus norvegicus*):

1 — надпочечник; *2* — почка; *3* — яичник; *4* — яйцевод; *5* — спинная аорта; *6* — рукав матки; *7* — задние яичниковые артерия и вена; *8* — влагалище; *9* — мочевое отверстие; *10* — анальное отверстие; *11* — половое отверстие; *12* — мочеиспускательный канал; *13* — мочевой пузырь; *14* — общие подвздошные артерия и вена; *15* — задняя полая вена; *16* — мочеточник; *17* — передние яичниковые артерия и вена

дольчатой *предстательной* железы (prostata; см. рис. 170, *15*). Её водянистый секрет составляет важный компонент *спермы*, разжижающий её и влияющий на активность *сперматозоидов*. У грызунов и некоторых других сюда же входят протоки пары крупных желёз, так называемых *семенных пузырьков* (*11*; vesicula seminalis), которые своим густым секретом заклеивают после спаривания *половые пути* самки (формируют «пробку»). В основание *уретры* открываются тонкие слепые выпячивания, рудименты яйцеводов, называемые *мужскими матками*; они могут накапливать половые продукты.

Половой член имеет внутреннюю опору в виде *пещеристых тел* — стержней из губчатой соединительной ткани с прочными стенками, способных к эрекции, когда они под большим давлением наполняются кровью. Верхнее из пещеристых тел крепится раздвоенным основанием к седалищным костям, а нижнее пронизано вдоль каналом уретры и увенчано на конце утолщением — *головкой*. Продольный тяж соединительной ткани между *пещеристыми телами* может окостеневать (у насекомоядных, рукокрылых, грызунов, хищных, обезьян), образуя непарную *кость пениса — бакулюм*. Основание *пениса* обвито двумя парными лентовидными мышцами. *Головка* пениса в положении покоя скрыта в глубине кожной складки — *крайней плоти* (preputium), имеющей вид двухслойной трубки. В неё открывается пара небольших плотных *препуциальных* желёз (см. рис. 170, *20*), выделяющих сигнальный (пахучий) секрет.

Половые органы самки. Женские половые железы, *яичники* (ovarium), очень небольшие тёмно-красные тела неправильной формы, подвешенные на *брыжейках* невдалеке позади почек (рис. 177, *3*). Яйцеклетки созревают по одной в поверхностной области яичника (см. рис. 176, *Б*), где вокруг каждой формируется пузырёк, так называемый фолликул (*11*). Помимо яйцеклетки, он содержит жидкость и особые мелкие (фолликулярные) клетки. После разрыва пузырька созревшая яйцеклетка выпадает в окружающий целом, а повреждённый фолликул

переполняется особыми клетками и превращается в *жёлтое тело*, выделяющее прогестерон. Если наступила беременность, оно действует до самых родов, задерживая созревание новых фолликулов, если же нет, то вскоре деградирует. Яичник вплотную приближен к *воронке яйцевода* (мюллерова канала) и вместе с ней окружён складкой брюшины, образующей практически замкнутую *сумку*. *Воронка*, как и начальный отрезок яйцевода, идущий от неё и называемый *маточной трубой* (tuba uterina) или просто *яйцеводом* (oviductus; рис. 177, *4*), выстланы изнутри *мерцательным эпителием*; *яйцевод* тонок и уложен плотным комком. За ним следует *матка* (*6*; uterus) — более широкий участок, специализированный для инкубирования эмбрионов. Стенки *матки* толсты, богаты *гладкой мускулатурой* и усиленно снабжаются кровью. Конечные участки *мюллеровых каналов* объединены у плацентарных в непарное *влагалище* (*8*; vagina), которое вместе с *мочеиспускательным каналом* открывается в менее глубокий, чем у самцов, *мочеполовой синус* (*преддверие влагалища*; например, у кролика, хищных) или же отдельно, *половым отверстием* (*11*) на поверхности тела (например, у крысы).

У сумчатых конечные участки *мюллеровых каналов* объединяются лишь у основания и на конце, *влагалище* оказывается парным. У плацентарных *матки* могут открываться во *влагалище* порознь (*двойная матка*, например, у многих грызунов, зайцеобразных, слонов) или же общим отверстием (*двураздельная матка*, например, у некоторых грызунов, в том числе у крысы, у части хищников, у свиней), могут объединяться на половину длины (*двурогая матка*, как, например, у насекомоядных, многих хищных, копытных, китообразных) или, наконец, полностью (*простая матка*, например, у приматов и некоторых рукокрылых).

Развитие. У сумчатых и плацентарных чрезвычайно мелкое яйцо совершенно лишено желтка, вследствие чего зигота после оплодотворения, происходящего в начальном отрезке маточной трубы, претерпевает полное и равномерное дробление, какое известно ещё только у ланцетника. На более поздних стадиях развития процессы, протекающие в пределах бластодермы, — гаструляция и нейруляция, как и поведение аллантоиса, — весьма близки к тому, что описано выше для птиц (с. 327). Но полное отсутствие желтка и необходимость раннего вступления в контакт со стенками матки для получения от организма матери питания обусловили резкую специализацию начальных стадий развития, зародышевое приспособление (рис. 178). Здесь зародышевые оболочки опережают эмбрион в развитии. Полое скопление клеток, возникающее на первых этапах дробления и внешне соответствующее бластуле, в действительности представляет собой нечто иное. Сферическая оболочка в дальнейшем послужит источником формирования *плаценты* и называется *трофобластом* (*6*), т. е. зачатком внезародышевых образований, предназначенных для питания зародыша. Изнутри к её стенке прилегает скопление клеток — *внутренняя клеточная масса*, из части материала которой предстоит формироваться зародышу. Дальнейшее деление клеток трофобласта приводит к возникновению на его внешней поверхности специфических ворсинок (*14*). После начального периода питания за счёт специальных выделений матки трофобласт вступает в тесный контакт с её слизистой оболочкой (эндометрием), особым образом подготовленной, набухшей к этому моменту. В результате пролиферации внутренней клеточной массы возникает слой мезодермальных клеток (*12*), который полностью подстилает трофобласт и вместе с ним формирует двухслойный *хорион* (*11*), замыкая расположенную внутри него обширную внезародышевую целомическую полость. Кроме того, ещё две полости формируются

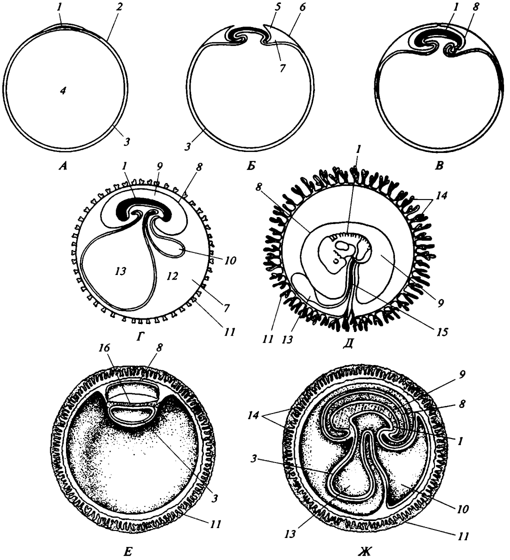


Рис. 178. Схема развития зародышевых оболочек у млекопитающих:

А — Д — последовательные стадии в типичном варианте; *Е, Ж* — на примере человека: *1* — зародыш; *2* — эктодерма; *3* — энтодерма; *4* — полость зародышевого пузыря, предшественник полости желточного пузыря; *5* — амниотическая складка; *6* — трофобласт; *7* — внезародышевый целом (экзоцелом); *8* — амнион; *9* — амниотическая полость; *10* — аллантоис; *11* — хорион; *12* — мезодерма; *13* — полость кишечника и желточного мешка; *14* — ворсинки хориона; *15* — пупочный канатик; *16* — бластодерма

во внутренней клеточной массе. Во-первых, это ***амниотическая полость*** (*9*), выстланная эктодермой. У большинства зверей она образуется обычным способом, вследствие смыкания двухслойных складок (*5*), а у приматов — особым способом, путём расщепления внутренней клеточной массы. Вторая полость — это выстланный энтодермой и остающийся у плацентарных пустым ***желточный мешок*** (*13*), из части которого позже формируется ***кишечная трубка***. Полости

разделены двухслойной перегородкой — это и есть бластодерма (*16*), из которой развивается зародыш. Как описано выше для бластодермы птиц (см. с. 327), формируются первичная полоска и посреди нее — первичная бороздка, эквивалент бластопора, с первичным (гензеновским) узелком впереди. Клетки первичной полоски переползают вперед и к центру, уходят в области первичной бороздки в глубину, затем ползут под эктодермой вперёд и в стороны, формируя зачатки хорды и боковой мезодермы.

Аллантоис, зародышевый мочевой пузырь, развивается типичным образом из задней кишки, выпячивается в пространство внезародышевого целома (*7*) и прирастает к обширному участку хориона, где затем развивается плацента. Её связь с зародышем поддерживается за счёт кровеносной системы аллантоиса. У сумчатых развивается лишь слабое подобие плаценты, поскольку трофобласт у них не развивается, хорион гладок, лишён ворсинок. Он связан с зародышем сосудами прилегающих к нему стенок желточного мешка («желточная плацента»). Эти сосуды иногда используются наряду с аллантоидными и среди плацентарных (например, у грызунов).

У высших млекопитающих плацента бывает устроена по-разному. Она может варьировать и по рисунку расположения на поверхности хориона, и по характеру контакта со стенкой матки, определяющему степень её повреждения вследствие отторжения при рождении детенышей.

Эмбрион (точнее, плод) млекопитающих может достигать к моменту рождения разного уровня развития. В крайне недоразвитом состоянии рождаются детёныши сумчатых. За отсутствием плаценты сумчатые не могут обеспечить питание эмбриона, не имея трофобласта, вступают с эмбрионом в иммунный конфликт и поэтому рано рождают его для перевода на молочное вскармливание. Например, новорожденный кенгуру ползёт по вылизанной шкуре матери от полового отверстия к находящемуся в сумке соску, подтягиваясь относительно крупными передними конечностями, которыми он хватается за волосы. При этом скелет пальцев не разделён на фаланги, а образован сплошными гибкими хрящевыми стерженьками. Зачатки задних конечностей на этой стадии ещё не имеют пальцев. Перед нами яркое эмбриональное приспособление (ценогенез), позволяющее чрезвычайно раннему эмбриону достичь соска и укрепиться на нём за счёт быстрого срастания губ.

Детёныши плацентарных млекопитающих получают от матери очень эффективную материальную поддержку во внутриутробный период и появляются на свет на гораздо более поздних стадиях развития, правда, с большим разбросом степени зрелости. Говорят о *зрелорождающих* и *незрелорождающих* зверях (матуронатных и имматуронатных). Эти свойства детёнышей чётко сопряжены с условиями жизни после родов, в постнатальный период. Незрелых детёнышей рождают виды, способные обеспечить хорошую заботу о потомстве, особенно обладающие гнёздами и разного рода норами, логовами для выводка. Их детёныши появляются на свет голыми и слепыми. Наоборот, живущие открыто детёныши, например у копытных, рождаются зрячими, одетыми мехом и уже через несколько часов могут следовать за матерью. Чрезвычайно крупными рождаются мелкие рукокрылые, у которых мать в силу своей крайней морфофизиологической специализации способна своих детёнышей (чаще всего имеется один) только носить на себе и кормить.

Кровеносная система плода устроена близко к тому, что сказано ранее о зародыше птиц (см. с. 329). Здесь точно так же общая схема распределения крови изменена в соответствии с использованием иной точки подачи кислорода, чем у взрослого животного — по пупочной вене сквозь печень и заднюю полую вену.

И точно так же отклонение в системе быстро устраняется при появлении на свет (после первого вдоха), здесь значительно быстрее, чем у птиц. Кардинальное отличие млекопитающих состоит в том, что им присуща лишь левая дуга аорты. По единственному левому боталлову протоку большая часть крови из правого желудочка направляется не в лёгочную артерию (пока лёгкие не функционируют), а в дугу аорты, правда, ниже ответвления сонных и подключичных артерий. В эти артерии смешанная кровь попадает из правого предсердия через овальное отверстие в межпредсердной перегородке, левое предсердие и левый желудочек. При первом вдохе боталлов проток рефлекторно зажимается гладкими кольцевыми мускульными волокнами, и вся кровь лёгочной артерии направляется в лёгкие. Возвращаясь из них по лёгочной вене, она наполняет левое предсердие, создавая в нём высокое давление, благодаря чему прекращается поток крови из правого предсердия через овальное отверстие, и оно закрывается специальным клапаном межпредсердной перегородки. Мгновенно устанавливается характерная для взрослого животного схема кровотока, но венозный проток, несущий часть крови от кишечника в обход воротной системы печени, закрывается лишь со временем.

Поведение млекопитающих

Высокий уровень развития головного мозга, несомненно, позволяет млекопитающим обрабатывать и использовать большой объём информации — как поступающей извне, так и внутренней, — обеспечивающей гомеостаз всех систем организма. Очевидно, что это открывает перед млекопитающими новые возможности в совершенствовании исследовательского поведения, обучения, приёмов освоения ресурсов внешней среды и поддержания сложных социальных связей. В их поведении значительную роль начинает играть накопление и использование индивидуального опыта, дополняющего арсенал традиционных форм врожденного, инстинктивного поведения, сложившегося в ходе «исторического обучения».

Большинство млекопитающих тяготеет к ночной или сумеречной активности, при этом чередование периодов бодрствования и покоя (сна) практически никогда не бывает распределено равномерно по суточной шкале. Так, самцы европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), вида с ночной активностью, наиболее подвижными бывают в самом начале ночи и перед рассветом. Выбор этих периодов определяется только световым режимом и практически не зависит от температуры.

Животные с дневной активностью отнюдь не спят в течение всего тёмного времени суток. Например, продолжительность сна у косуль составляет всего 1,5—4 ч, у жирафа — не более 6,5 ч, а у слонов — не более 4—5 ч. Большинство жвачных даже ночью редко спит с закрытыми глазами, похоже, их сознание никогда не отключается. Напротив, у оленей и муфлонов периоды неглубокого сна чередуются с короткими (около 10 мин) моментами настоящей летаргии, когда животные не реагируют ни на какие раздражители, даже на прикосновения.

Дельфины спят наплаву у самой поверхности воды, изредка закрывая глаза на 15—30 с. Каждые 30 с они делают взмах хвостом, чтобы высунуть из воды верхнюю часть головы и сделать вдох.

У мелких насекомоядных (например, землероек, кротов), обладающих высоким уровнем обмена веществ и не способных длительно голодать, короткие периоды

активности и покоя почти равномерно чередуются в течение всех суток, хотя в принципе землеройки — ночные животные. Несмотря на врожденную природу характера активности (дневной или ночной), она может терять свою чёткую временную приуроченность в разные сезоны года, в разные периоды жизненного цикла животных, в частности в сезон размножения.

Особой формой сна можно считать зимнюю и летнюю спячку. Спячка — это альтернатива активности, позволяющая животным избегать неблагоприятного воздействия внешних условий. Во время зимней спячки животное впадает в оцепенение, уровень его обмена веществ и температура тела падают, что позволяет животному сохранять энергию для последующего восстановления нормальной активности. Зимняя спячка встречается у некоторых насекомоядных (ежи), многих грызунов (сурков, сусликов, бурундуков, хомячков, сонь) и рукокрылых. В отличие от спячки, зимний сон, характерный для хищных зверей (медведей, барсуков, енотовидных собак), не сопровождается столь сильным замедлением процессов жизнедеятельности и достаточно легко может быть прерван.

При летней спячке (у грызунов — в период засухи) животные также впадают в оцепенение, спасаясь от слишком высоких температур и засухи в подземных убежищах, где обычно поддерживаются умеренные температуры и высокий уровень влажности. Уровень метаболизма и температура тела животных понижаются и в этом случае. Сердечный ритм во время спячки может снижаться до 2—3 ударов/мин, дыхательный ритм урежается до 1 цикла в 3 мин, почти полностью затухает электрическая активность мозга, хотя восприимчивость к некоторым внешним стимулам может сохраняться.

В брачный период млекопитающие, как и другие позвоночные животные, при выборе половых партнёров руководствуются различными стимулами — визуальными, обонятельными, акустическими и т. п. Однако в качестве визуальных стимулов млекопитающие используют различные приёмы изменения формы тела, а не брачную окраску, как птицы, которой, кстати, звери лишены. Особенно важную роль играет присущая только млекопитающим мимика, особенно многообразная и информативная у многих хищных и высших приматов — животных с хорошо развитой лицевой мускулатурой. У копытных, грызунов и насекомоядных мимические мышцы развиты слабее. С помощью всех этих средств млекопитающие могут выражать угрозу, превосходство (доминирование), подчинение, настороженность, ухаживание и т.д.

Звуковая сигнализация развита у млекопитающих значительно слабее, чем у птиц. Тем не менее их голосовые связки позволяют им использовать широкий набор звуков, которые иногда могут быть очень громкими и разноситься на несколько километров (например, у волков, обезьян-ревунов, гиббонов, изюбрей, львов и др.). Такие звуки обычно оповещают о занятой территории, служат целям консолидации группировок разного статуса или сопровождают различные фазы брачного поведения.

Особенно важную роль в естественной истории и, разумеется, в поведении млекопитающих играют запаховые стимулы. Богатый арсенал кожных желёз млекопитающих способен обслуживать самые разные явления в биологии этих животных, будь то опознавание особей своего вида, сородичей из своего выводка, обозначение пола, физиологического состояния, отдельного индивида. Важную роль в создании «сигнальных полей», внутривидовой коммуникации и даже внутривидовой иерархии играют помёт и моча животных. Эти выделения служат богатым источником информации о видовой и половой принадлежности животного, границах занимаемой им территории, его иерархическом статусе, физиологическом состоянии.

«Запаховое мечение» служит также целям смягчения внутрипопуляционной территориальной напряжённости, поскольку нарушитель помеченных границ всегда ведёт себя настороженно и готов отступить при первых же попытках хозяина защитить свои владения. Индивидуальные запахи матери и детёныша являются предметом импринтинга (специфически быстрого и прочного запоминания), позволяя им отыскивать друг друга и поддерживать контакт даже в обширных группах сородичей (особенно у копытных).

Но никакие сигнальные стимулы не отменяют у млекопитающих прямых агрессивных контактов, например в борьбе за иерархический статус или за право спаривания. Даже начальные этапы брачного ухаживания часто бывают у млекопитающих внешне неотличимы от драки (например, у кошек). Впрочем, широко распространённые у млекопитающих стычки самцов в брачный сезон часто имеют скорее характер ритуала, не наносящего серьезного вреда здоровью соперников, хотя и отнимающего у них много времени и сил. В природе подобные стычки крайне редко имеют фатальный исход, поскольку проигравший всегда может отступить. Лишь в неволе, где пространство ограничено и отступление невозможно, напряжённость схваток бывает более высокой, и гибель одного из соперников случается чаще.

Для млекопитающих крайне характерно наличие игрового поведения, особенно у детёнышей многих хищных (медведей, псовых, куньих, виверровых, кошачьих и др.), грызунов (белок, сусликов, сурков) и даже копытных. Считается, что игра позволяет молодым животным приобрести навыки, которые пригодятся им во взрослой жизни, а также развиться физически. Правда, в игровом поведении нередки элементы, которые никогда не встречаются в поведении взрослых животных, поэтому его можно рассматривать как одно из средств консолидации и смягчения конкуренции в семейных группировках или объединениях иного ранга. Таким же целям социальной консолидации служит и характерное для приматов взаимное обыскивание (груминг) животных, не имеющее, как правило, прямого гигиенического назначения.

Важнейшую роль в формировании сложных форм поведения и накоплении индивидуального опыта играет у млекопитающих, по крайней мере у плацентарных, забота о потомстве в постнатальный период. Выкармливание молоком — это не только решение физиологических проблем детёнышей, но и согласованное взаимодействие родителей и потомства, в ходе которого детёныши перенимают поведение и навыки взрослых животных.

Длительная связь детей и родителей образует у ряда видов основу формирования социальных групп на основе родства. Таковы прайды львов (*Panthera leo*), семейные кланы пятнистых гиен (*Crocuta crocuta*), гиеновых собак (*Lycaon pictus*), сурикат (*Suricata suricata*). Подобные объединения позволяют этим хищникам аккумулировать опыт поколений и существенно повышают их экологическую пластичность.

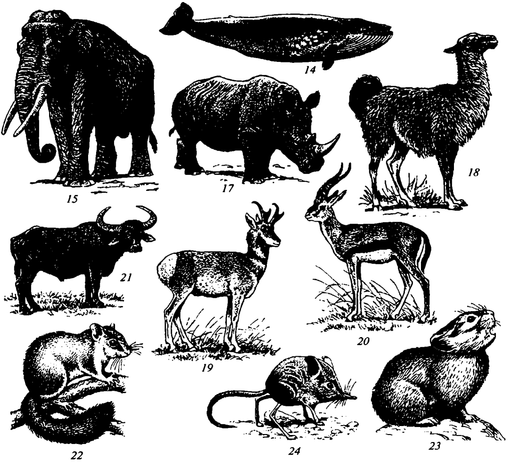
Разнообразие, распространение, образ жизни и значение современных млекопитающих

По современным представлениям, класс Млекопитающие принято делить на два подкласса — Prototheria (Первозвери) и Theria (Звери). Первый подкласс в настоящее время представлен четырьмя видами, принадлежащими к одному отряду — Monotremata (Однопроходные, или Клоачные).

Рис. 179. Представители различных групп современных млекопитающих:

1 — волосатая проехидна (*Zaglossus bruijni*) из отряда Однопроходные (Monotremata); *2* — сумчатый волк (*Thylacinus cynocephalus*; вымерший в XX столетии) из надотряда Сумчатые (Marsupialia); *3* — землеройка — обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) из отряда Насекомоядные (в настоящее время — Eulipotyphla); *4* — шерстокрыл (*Cynocephalus volans*) из отряда Шерстокрылы (Dermoptera); *5* — ушан (*Plecotus auritus*) из отряда Рукокрылые (Chiroptera); *6* — девятипоясный броненосец (*Dasypus novemcinctus*) из отряда Броненосцы (Cingulata); *7* — трубкозуб (*Orycteropus afer*) из отряда Трубкозубые (Tubulidentata); *8* — белобрюхий ящер (*Manis tricuspis*) из отряда Чешуйчатые ящеры (Pholidota); *9* — лемур вари (*Lemur variegatus*) из отряда Приматы (Primates); *10* — обыкновенная игрунка (*Callitrix jacchus*) из отряда Приматы; *11* — гималайский медведь (*Ursus thibetanus*) из отряда Хищные (Carnivora); *12* — каракал (*Felis caracal*) из отряда Хищные; *13* — кольчатая нер-

Первозвери обособились от основного эволюционного ствола млекопитающих, по крайней мере, в триасе, успев приобрести важные признаки, общие с высшими млекопитающими. К ним относятся волосяной покров, млечные железы (рассеянные млечные поля на брюхе), семь шейных позвонков, три косточки в среднем ухе и т. д. Вместе с тем для однопроходных характерно сохранение некоторых черт рептилий в черепе (как наличие предлобных и заднелобных костей) и



па (*Phoca hispida*) из отряда Ластоногие (в настоящее время — хищные); *14* — синий кит (*Balaenoptera musculus*) из отряда Китообразные (в настоящее время — Cetartiodactyla); *15* — индийский слон (*Elephas maximus*) из отряда Хоботные (Proboscidea); *16* — скалистый даман (*Procavia capensis*) из отряда Даманы (Hyracoidea); *17* — белый носорог (*Ceratotherium simum*) из отряда Непарнокопытные (Perissodactyla); *18* — гуанако (*Lama guanicoe*) из отряда Парнокопытные (Artiodactyla); *19* — вилорог (*Antilocapra americana*) из отряда Парнокопытные; *20* — газель Томсона (*Gazella thomsoni*) из отряда Парнокопытные; *21* — индийский буйвол (*Bubalus arnee*) из отряда Парнокопытные; *22* — соня-полчок (*Glis glis*) из отряда Грызуны (Rodentia); *23* — северная пищуха (*Ochotona alpina*) из отряда Зайцеобразные (Lagomorpha); *24* — короткоухий прыгунчик (*Macroscelides proboscideus*) из отряда Слоновые землеройки (Macroscelidea)

осевом скелете (например, подвижных шейных рёбер). Множество рептилийных черт сохраняется и в строении поясов конечностей (присутствие надгрудинника, коракоида, прокоракоида). Температура их тела находится в пределах 31 — 32 °C. Однако главными отличительными особенностями однопроходных являются сохранение клоаки и откладка ими яиц в мягких оболочках вместо характерного для остальных млекопитающих живорождения.

Наиболее известные представители отряда — ехидна и утконос. Ехидна (*Tachyglossus aculeatus*; масса тела до 6 кг) встречается в Австралии, на Тасмании и Новой Гвинее. Обитает в лесах и зарослях кустарника, активна в сумерках и ночью. Легко роет грунт мощными когтями. Кожа (кроме брюха) покрыта иглами до 6 см длиной. Рыло вытянуто в виде трубки, рот маленький, кормится мелким насекомыми (в основном муравьями и термитами), которых собирает при помощи длинного червеобразного липкого языка и перетирает загрубевшим основанием языка о нёбо. Зубов нет даже у эмбриона. Детёныш вылупляется из яйца, помещённого в сумку, и слизывает с кожи матери густое молоко. Утконос (*Ornithorhynchus anatinus*; масса до 2 кг) населяет некоторые реки на востоке Австралии. Покрыт мягкой шерстью, хорошо плавает и ныряет, оставаясь под водой до 5 мин. Широкий плоский хвост, лапы с перепонками и мощными когтями, при помощи которых утконос роет длинные норы в берегах. На стопе — ядовитая шпора. Ловит беспозвоночных, рыбёшек и головастиков широким плоским клювом, который снабжён электрорецепторами. Молодые перетирают корм тремя парами зубов в каждой челюсти, позже — роговыми пластинками основания клюва. Сумки не имеет, яйца (от 1 до 3) инкубирует в норе. Менее известны и плохо изучены два вида проехидн, или длинноклювых ехидн (*Zaglossus*; рис. 179, *1*), обитающих на Новой Гвинее.

ПОДКЛАСС ЗВЕРИ (THERIA)

Надотряд Сумчатые (Metatheria)

Сумчатые отделились от основного эволюционного ствола млекопитающих около 100 миллионов лет назад и в современных условиях представлены примерно 75 видами, населяющими Южную и часть Северной Америки, и 170 видами, обитающими в Австралии и примыкающих к ней островах — Новой Гвинее и Тасмании.

Зубная формула сумчатых примитивна, содержит 4—5 пар резцов. Относительно невелик объём головного мозга, слабее развита кора больших полушарий, не выражено мозолистое тело. Более низок уровень обмена веществ, как и температура тела. У некоторых сумчатых присутствует небольшое подобие клоаки. Развитие эмбриона осуществляется без формирования плаценты или она сравнительно малоэффективна. Детёныш рождается сильно недоразвитым и у большинства видов помещается в образованную кожей брюха матери сумку. Сумка может иметь выход вперёд или назад, быть раздвоенной или же сильно недоразвитой. Здесь детёныш завершает свое развитие, вися на соске, из которого на первых порах молоко ему в рот впрыскивается, поскольку на этой стадии развития сам он активно сосать не способен.

Для австралийских сумчатых характерно конвергентное повторение некоторых вариантов экологической специализации, распространенных у плацентарных животных. Среди сумчатых есть растительноядные, всеядные, насекомоядные, реже — активные хищники.

Отряд Ценолесты (Paucituberculata), семейство ценолестовые (Caenolestidae) — обособленная и весьма примитивная южноамериканская группа, примерно семь современных видов с массой тела 20—40 г. Внешне напоминают землероек.

Некоторые не имеют сумки. Отряд Опоссумы (Didelphimorphia) — неспециализированные представители сумчатых, широко распространённые на Американском континенте. Длинный цепкий хвост, в стопе крупный I палец противопоставлен остальным и не имеет когтя. Соски у самок в 4 ряда — до 27 штук. В семействе Опоссумовые (Didelphidae) до 65 видов. Потребляют как растительные корма, так и живую добычу и даже падаль. Сумка у некоторых зачаточна. Северный опоссум (*Didelphis virginiana*; масса тела до 5,5 кг) населяет большую часть Северной Америки, включая юг Канады. Ведёт одиночный и притом ночной образ жизни. Самка выкармливает 6—9 детёнышей, при рождении длина их тела всего 1 см. В случае опасности опоссум притворяется мёртвым, впадая в состояние, близкое к обмороку. Демографически вполне благополучен. Известен как объект охоты (источник меха и мяса), а также как лабораторное животное.

Самые архаичные из австралийских видов надотряда объединены в отряд Хищные сумчатые (Dasyuromorphia), куда входят и сумчатые мыши (*Antechinus*, масса тела от 38 г), и такие крупные звери, как тасманийский дьявол (*Sarcophilus harrisi*; длина тела до 80 см, масса до 11 кг) и вымерший около 80 лет назад сумчатый волк (*Thylacinus cynocephalus*; длина тела с хвостом до 1,8 м). Дьявол входит в обширное семейство Сумчатые куницы (Dasyuridae; до 60 видов), весьма популярных лазающих зверей массой до 6 кг. Близок к этому семейству и собирающий термитов сумчатый муравьед (*Myrmecobius fasciatus*; масса тела до 450 г), редкий обладатель дневной активности. Относимый к отдельному отряду и семейству сумчатый крот (*Notoryctes typhlops*; масса тела до 70 г) по внешнему виду ближе напоминает златокрота, нежели обыкновенного. Живёт в Австралии по краям пустынь, роется в рыхлом песке, разгребая его передними лапами (на каждой лишь два крупных когтя) и головой. Много времени проводит на поверхности. Постоянные ходы глубиной до 2,5 м прокладывает самка при устройстве гнезда. Глаза рудиментарны. Открытая назад сумка разделена на два кармана, по одному соску в каждом. Для небольшой группы Бандикуты (отряд Peramelemorphia, центральное семейство Peramelidae, масса тела до 4,8 кг) характерен ночной и чисто наземный образ жизни, кроличьи бандикуты (например, *Macrotis lagotis*) склонны к рытью нор. У них острая вытянутая морда, хвост не цепкий. На части пальцев — мощные когти. Зачаточная плацента развита лучше, чем у других сумчатых. Некоторые выкармливают до 5 выводков в год.

Самый обширный отряд сумчатых — это Двурезцовые (Diprotodontia), примерно 140 видов, такие как характерные своими рикошетирующими прыжками кунгуру, норные вомбаты, а также древесные формы, у которых кисть превращена в надёжный захват, поскольку I и II пальцы противопоставлены остальным. В стопе II и III пальцы объединены кожей. Сумчатые летяги способны планировать на широких кожных складках, натянутых между конечностями. Развиты крупные резцы с постоянным ростом. У вомбатовых (семейство Vombatidae) широкое массивное туловище, крупная голова, хвост редуцирован. Эти одиночные ночные растительноядные звери роют сложные норы до 30 м длиной. Короткошёрстный вомбат (*Vombatus ursinus*) имеет массу тела до 35 кг. Коала (*Phascolarctos cinereus*, масса тела до 15 кг) — единственный представитель рода и семейства. Кормится по ночам листьями эвкалиптов (12 видов), на землю почти не спускается. Полигамен; самки более многочисленны и образуют при самце гарем.

В семейство Кускусовые (Phalangeridae) объединены виды с массой тела 1—7 кг, в большинстве — древесные формы с острыми когтями и цепким хвостом.

Преимущественно растительноядные, ночные. Весьма популярен лисий кузу (*Trichosurus vulpecula*), чрезвычайно пластичный экологически и толерантный к соседству человека. Важный объект пушного промысла, но одновременно вредитель посевов, садов, а при высокой численности — и лесов. К тому же распространяет туберкулёз среди скота. Ещё в XIX столетии акклиматизирован в Новой Зеландии и сохраняет там численность примерно в 7 млн особей, несмотря на ежегодное изъятие (отстрел, ловушки, отравленные приманки) 1,5—3 млн особей. Из примерно 10 видов сумчатых летяг (семейства Petauridae), весьма сходных с кускусами, лишь 6 видов имеют летательную перепонку. У *Petaurus australis* длина прыжка — до 114 м. Все перетаскивают гнездовой материал при помощи хватательного хвоста. Карликовая сумчатая летяга (*Acrobates pygmaeus*, масса тела до 14 г) отнесена к отдельному семейству.

Одно из наиболее обширных семейств сумчатых — это Кенгуровые (Macropodidae, масса тела 0,6—90 кг). В мощной стопе хорошо развит лишь один, IV палец. Многие высокоадаптированы к скоростному бегу путём рикошетирующих прыжков на задних конечностях (у серого кенгуру *Macropus giganteus* прыжки — до 13,5 м). Распространены от полупустынь и саванн до влажных тропических лесов. Часть видов активны ночью, другие — днём. В основном растительноядны, крупные виды занимают экологическую нишу пастбищных копытных. У многих статус вполне благополучен, например, численность рыже-серого валлаби (*Macropus rufogriseus*) в Австралии стабильна, и он успешно акклиматизирован в Великобритании.

Надотряд Плацентарные (Eutheria, s. Placentalia)

Объединяет около 4 500 видов. Имеют не более трёх пар резцов. В конечном мозге усиленно развиты новая кора и соответственно мозолистое тело. Температура тела (и уровень метаболизма) выше, чем у сумчатых. Влагалище непарное. Плацента вступает в тесный контакт со стенкой матки и обслуживается кровеносной сетью аллантоиса (аллантоидная плацента). Новорожденные детёныши способны самостоятельно сосать молоко.

Распространены всесветно, включая высокогорья и приполярные области. Отличаются высоким уровнем обмена веществ, сложным поведением, разнообразной экологической специализацией. Размерные показатели у представителей надотряда варьируют шире, чем в каких-либо других современных группах позвоночных животных, — от 2 г (землеройка-пигмей) до 160 т (синий кит).

Традиционно среди плацентарных различали до 18 отрядов. Однако в сравнительно недавнее время (уже в нашем столетии) в результате молекулярных исследований (в основном секвенирования митохондриальной и ядерной ДНК) найдены поводы для существенной перекройки отрядов — объединения одних и разделения других. Кроме того, сформировались представления о надотрядных объединениях плацентарных. Прежде всего, признававшееся и ранее родство хищных и ластоногих оказалось столь тесным, что они отнесены к общему отряду Carnivora. Далее, обнаружены достаточные основания к тому, чтобы китообразных (прежних Cetacea) и парнокопытных (Artiodactyla) объединить в отряд Cetartiodactyla. Прежний отряд Насекомоядные (Insectivora), наоборот, теперь разделён на два отряда — Eulipotyphla (землеройки, кроты и ежи) и Afrosoricida

(тенреки и златокроты). Традиционный отряд Неполнозубые (Edentata) переименован в Pilosa, а броненосцы (Cingulata) и панголины (Pholidota) выделены в особые отряды.

Непарнокопытные (Perissodactyla) объединены с хищными (Carnivora) и рукокрылыми (Chiroptera) в единую надотрядную группировку Pegasoferae. Более удалённое родство этой группы с укрупнённым отрядом Cetartiodactyla дало повод создать объединение четырёх отрядов под именем Scrotifera. Путём присоединения следующего по степени удалённости отряда Eulipotyphla сформирована группа с зоогеографическим названием Laurasiotheria. Более широкое в зоогеографическом плане объединение Boreoeutheria («северные настоящие звери») возникло как результат присоединения к Лауразиотериям группы Euarchontoglires, включающей, с одной стороны, приматов (Primates), шерстокрылов (Dermoptera) и тупай (Scandentia), членов давно признаваемой надотрядной группировки Archonta, а с другой стороны — также вполне принятого комплекса грызунов (Rodentia) и зайцеобразных (Lagomorpha) под общим названием Glires. Объединению Boreoeutheria противопоставляют обширную группу отрядов Afrotheria, формирование которой предположительно последовало за отделением от Гондваны Африканского континента. В его составе числят хоботных (Proboscidea), сирен (Sirenia), даманов (Hyracoidea) как членов группы Paenungulata, а также представителей ещё трёх отрядов — трубкозубов (Tubulidentata), афросорицид (Afrosoricida) и прыгунчиков (Macroscelidea). Вне объединений остаются только ксенартры (легион Xenarthra) — два наиболее обособленных отряда плацентарных (броненосцы и неполнозубые в узком понимании).

Ксенартры высокоспециализированы, хотя и очень разнообразны по экологическим адаптациям. В соответствии с прежним общим названием «неполнозубые» у них обеднён набор зубов, эмаль отсутствует. Полностью лишены зубов только муравьеды, питающиеся исключительно муравьями и термитами. У броненосцев и ленивцев передние зубы утрачены, а жевательные щёчные зубы не имеют эмали и корней. Столь простая морфология необязательно означает деградацию, поскольку облегчает быстрое нарастание коронки зуба (только со стороны пульпарной полости) — эффективный путь компенсации износа. Название Xenarthra, «странно-суставные», основано на особенностях сочленений между невральными дугами смежных позвонков, наиболее чётко выраженных в поясничном отделе, где передний сочленовный отросток плотно охвачен впередилежащим позвонком не только сверху (это задний сочленовный отросток), но и снизу.

Отряд Броненосцы (Cingulata)

Обитатели Южной Америки (8 родов, масса тела до 60 кг), хотя в недавнее время 1—2 вида броненосцев проникли в Мексику и южные штаты США. Панцирь, образованный кожными окостенениями (остеодермами) и слоем ороговевшего эпидермиса, покрывает туловище, голову сверху и хвост. При опасности способны сворачиваться в шар. Пример — девятипоясный броненосец *Dasypus novemcinctus* (рис. 179, *6*).

Сильные короткие конечности с крупными когтями определяют хорошую адаптацию к рытью. Рыло длинное, зубы недифференцированные, от семи до 25

в одном ряду. Корм — насекомые, отчасти — падаль и растения. Рожают чётное число детенышей — от одной до шести пар близнецов.

Отряд Неполнозубые (Pilosa)

Этот таксон в современном понимании включает ленивцев и муравьедов. Ленивцы обитают в девственных лесах Центральной и севера Южной Америки. Висят на ветвях вниз спиной на сращённых в основании пальцах с огромными когтями. Кормятся листьями, спускаются на землю только для дефекации, реже — для перехода в другую часть лесного массива. Резцов и клыков нет. Количество шейных позвонков варьирует от 6 до 9. У двупалых ленивцев (два вида Choloeus, масса тела до 8,5 кг) в кисти два 2 пальца, передняя пара щёчных зубов в обеих челюстях клыковидна. Одиночные ночные звери. Температура тела 23—35 °С. Трёхпалый ленивец (*Bradypus*, имеет три пальца в кисти, масса тела до 6 кг) активен круглые сутки.

Муравьеды (четыре вида семейства Myrmecophagidae с массой тела от 0,2 до 35 кг) имеют сильно вытянутые беззубые челюсти и маленький рот, собирают насекомых (прежде всего, муравьёв и термитов) при помощи длинного клейкого языка. Чрезвычайно сильные пятипалые передние конечности снабжены огромными когтями (от двух до четырех у разных видов), при помощи которых муравьеды разрушают укрытия общественных насекомых. Три более мелких вида лазают по деревьям, используя длинный цепкий хвост.

Отряд Насекомоядные (Eulipotyphla; старое название — Insectivora)

Включает около 390 видов, объединяемых в четыре семейства. Населяют Европу, Азию, Африку, Северную Америку и самую северную часть Южной Америки. Считаются наиболее примитивными и древними представителями плацентарных млекопитающих — родоначальниками всех современных отрядов этой группы. Характерна относительно примитивная организация головного мозга. В ориентации эти звери руководствуются главным образом обонянием и осязанием, зрение развито плохо, не развиты у многих и слуховые барабаны. Кормятся насекомоядные беспозвоночными и мелкими позвоночными. Зубная система и конечности, как правило, сохраняют архаические черты. Ежиные (семейство Erinaceidae, масса тела 45—1 300 г) распространены в Африке и Евразии. Ежи короткохвосты, их иглистый «панцирь» подстилает мощная кожная мышца. Гимнуры лишены игл, но имеют длинный хвост. Землеройковых (семейство Soricidae, масса тела 2—100 г) известно около 290 видов, например обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*; см. рис. 179, *3*).

Передний конец головы вытянут в подвижный хоботок, ушные раковины не развиты. Мелкие формы отличаются высоким уровнем метаболизма и не способны к длительному голоданию. Несколько похожи на землероек более крупные щелезубы (*Solenodon*, масса тела 600—1 000 г), относящиеся к отдельному семейству. Это два реликтовых вида, сохранившиеся на о-вах Куба и Гаити. Распространённые в Северной Америке и Евразии Кротовые (семейство

Talpidae, масса тела 9 — 170 г) близкородственны землеройковым, а примитивные члены семейства заметно похожи на них. Особо интересны обыкновенный крот (*Talpa europaea*), в максимальной степени адаптированный к эксплуатации такого богатого и устойчивого ресурса, как земляные черви, и русская выхухоль (*Desmana moschata*), ведущая полуводный образ жизни. У крота ярко выражено приспособление к рытью плотного грунта. Его локтевой сгиб обращён вверх, роющую лопату образуют короткое предплечье и широкая пятипалая кисть, обращённая ладонью вбок. Мощным боковым усилием она скребёт и отгребает грунт, а необходимую опору в корпусе получает на переднем членике грудины (рукоятке) через посредство толстой короткой ключицы, конструктивно уподобившейся коракоиду.

Главные анализаторы — осязание и обоняние; зрение практически утрачено. Выхухоль, которая может достигать массы 500 г, обладает горизонтально расширенным хвостом в качестве органа теплоотдачи, перепонками между пальцами и крупными резцами для разрушения раковин пресноводных моллюсков.

Отряд Афросорицида (Afrosoricida)

В отряде два семейства — Тенрековые (Tenrecidae) и Златокротовые (Chrysochloridae), прежде относившиеся к насекомоядным. Обе группы лишены слепой кишки, зато имеют клоаку (уникальный случай среди плацентарных млекопитающих). Семейство Тенрековые (масса тела от 80 г до 2 кг) объединяет африканских выдровых землероек с собственно тенреками — эндемиками Мадагаскара. Златокроты (масса тела 15 — 100 г), обитатели южной и восточной Африки, конвергентно сходны с сумчатыми кротами. Глаза скрыты под кожей. Роют главным образом сыпучий песок, раздвигая его, постоянных охотничьих ходов не прокладывают.

Отряд Тупайи (Scandentia)

Морфологически тупайи весьма генерализованны, близки к меловым предкам Eutheria, поэтому их место в системе современных плацентарных несколько раз менялось. Их причисляли то к насекомоядным, то к приматам, поскольку они сочетают черты обеих групп. Это представители семейства Тупайевые (Tupaiidae, масса тела 100 — 400 г), лазающие древесно-наземные зверьки из влажных тропических лесов Юго-Восточной Азии. Кормятся беспозвоночными и плодами.

Отряд Шерстокрылы, или Кагуаны (Dermoptera)

Представлен двумя видами, один из которых (*Cynocephalus volans*; рис. 179, *4*) обитает на Зондских и Филиппинских о-вах. Это самые крупные из планирующих млекопитающих. Их «летательная» перепонка распространяется по бокам тела почти от ушей и до кончика хвоста, прикрепляясь на конечностях ко вторым фалангам пальцев. Верхние резцы располагаются по бокам челюсти, а нижние направлены вперёд и прорезаны глубокими узкими щелями, делающими эти зубы похожими на гребешок. Шерстокрылы способны совершать планирующие

прыжки до 130 м длиной. Населяют тропические леса, питаясь листьями, плодами, семенами и побегами растений. Слепая кишка сильно вытянута и используется в качестве ферментатора клетчатки. Несмотря на низкую плодовитость (один детеныш, 2 месяца беременности), шерстокрылы всюду в пределах своего ареала достаточно многочисленны, хотя и не часто попадаются на глаза в силу сугубо ночной активности.

Отряд Рукокрылые (Chiroptera)

Распространены всесветно, кроме Антарктики и Заполярья. Насчитывают около 1 100 видов, что составляет примерно 1/5 числа видов млекопитающих. Различают два подотряда — крыланы Megachiroptera (одно семейство) и летучие мыши Microchiroptera (16 семейств). Летательная перепонка крыла образована кожной складкой, растянутой в области пясти и на четырёх удлиненных пальцах, кроме первого, который остаётся свободным и вооружён крупным когтем. Задний край перепонки крепится в области голеностопного сустава, у многих видов перепонка включает и хвост. Задние конечности необычным образом вывернуты, так что колени обращены назад и вверх — в связи с адаптацией к способу подвешивания на отдыхе вниз головой. Короткие пальцы стопы почти одинаковы по длине и вооружены острыми когтями. Активны преимущественно ночью или в сумерки, ориентируются с помощью зрения и обоняния (фруктоядные крыланы) или активной эхолокации (насекомоядные летучие мыши). Подотряд Крыланы (Megachiroptera, семейство Pteropodidae) содержит 160 видов с массой тела 15—1 600 г, обитающих в тропиках Восточного полушария. Грудина снабжена килем, а II палец кисти сохраняет коготь и признаки самостоятельности. Летучие мыши, представители подотряда Microchiroptera (масса тела 2—190 г), распространены всесветно, за исключением Антарктиды и высокогорий. Почти все плотоядны, есть всего несколько фруктоядных и нектароядных видов. Грудина не имеет киля, но рёбра малоподвижны (дыхание за счёт диафрагмы) или даже жёстко срастаются (у подковоносых, Rhinolophidae), II палец кисти примыкает к III и заметно редуцирован. У бурого ушана (*Plecotus auritus*; рис. 179, *5*) из самого крупного семейства Гладконосые летучие мыши (Vespertilionidae) уши достигают половины длины тела с хвостом. Малая предельная масса тела (на порядок меньшая, чем у птиц), видимо, определяется не пороками конструкции тела и физиологии, а необходимостью сохранения огромного резерва мощности для обеспечения полноценных лётных качеств беременной самке. Этим же можно объяснить редукцию и специализацию задних конечностей, повлекшие утрату способности рукокрылых к наземному передвижению.

Отряд Трубкозубые (Tubulidentata)

Включает одно семейство с одним видом — трубкозубом (*Orycteropus afer*, рис. 179, *7*; масса тела 50—82 кг), населяющим экваториальную часть, а также некоторые восточные и южные регионы Африки. Некоторыми чертами строения похож на муравьедов — удлинённой мордой с узким ротовым отверстием и длинным тонким языком, сокращённой зубной формулой со столбчатыми зубами без

эмали и корней (с постоянным ростом), крупными крепкими когтями на передних конечностях и т.д. На основании данных сравнительной анатомии и молекулярной генетики трубкозуба считают реликтовым видом, близким к ранним формам копытных млекопитающих.

Отряд Панголины, или Ящеры (Pholidota)

Единственное семейство (Manidae) объединяет два рода. Белобрюхий панголин (*Manis tricuspis*, рис. 179, *8*) обитает в Экваториальной и Восточной Африке, другой — в Южной Азии. Питаясь муравьями и термитами, ящеры, как и муравьеды, лишены зубов. Пищу перетирают в мускульном отделе желудка. Муравейники и термитники вскрывают мощными когтями на передних конечностях, насекомых собирают с помощью тонкого липкого языка, способного выдвигаться на 70 см. Длинные продольные мышцы языка тянутся внутри от самого таза. Наружный чешуйный покров образован плоскими кератиновыми колпачками, надетыми на значительно более короткий выступ кориума. На брюхе и внутренней стороне конечностей чешуйный покров отсутствует. Детёныш рождается зрячим.

Отряд Приматы (Primates)

Различают 13 семейств, объединяющих до 200 видов (с массой тела от 60 г до 175 кг). Большинство ведёт древесный образ жизни, обладает конечностями хватательного типа, хорошо развитым бинокулярным зрением с трёхкомпонентным цветным восприятием и хорошим слухом. Обоняние, напротив, развито плохо, как это обычно бывает у древесных форм. Велик относительный объём и сильно выражена складчатость коры полушарий конечного мозга. Пальцы снабжены на концах плоскими ногтями вместо когтей, нижние поверхности ладоней и стоп покрыты папиллярным узором, повышающим липкое трение лап при хватании. Для приматов характерны длительные сроки беременности, продолжительный период постнатального воспитания и обучения, сложные формы социальной организации и поведения.

Представители подотряда Полуобезьян (Strepsirrhini), включающего шесть современных семейств, распространены в тропических зонах Африки (семейства Галаговые и часть Лориевых), Юго-Восточной Азии (остальные Лориевые) и на Мадагаскаре (четыре семейства лемуров, включая руконожку). Всеядные, насекомоядные, растительноядные, в большинстве древесные, ночные, хотя есть активные в светлое время суток, например лемур вари (*Varecia variegata*, рис. 179, *9*). Руконожка (*Daubentonia madagascariensis*, масса около 2 кг) разыскивает личинок внутри стволов деревьев и бамбука на слух, прогрызает древесину парными резцами (как у грызунов) и извлекает добычу специализированным III пальцем кисти, длинным тонким и жёстким («сухим»).

Подотряд Обезьяны (Haplorhini)

Более продвинутые приматы, объединяемые в семь семейств. Глазница отделена от височной впадины сплошной перегородкой. Головной мозг и мозговая часть черепа увеличены, лицевая часть укорочена. Подотряд делится на три груп-

пы — долгопятов, широконосых обезьян и узконосых обезьян. Единственный современный род долгопятов (*Tarsius*, до семи видов массой 80 — 150 г) населяет острова Юго-Восточной Азии. Эти ночные зверьки ловят добычу (мелких животных) руками. Их огромные глаза обращены вперёд, стопа сильно вытянута за счёт костей предплюсны (уникальный случай среди млекопитающих). Группа обезьян Нового Света, широконосых (Platyrhini) объединяет несколько семейств, в основном дневных форм, таких как игрунковые (обыкновенная игрунка *Callithrix jacchus*, масса тела около 330 г, рис. 179, *10*), капуциновые (среди которых выделяется род ночных обезьян — мирикины *Aotus*) и коатовые (к которым относятся и паукообразные обезьяны *Ateles*, и ревуны *Alouatta*). Семейство Мартышковые, самое крупное среди обезьян Старого Света, Узконосые (Catarrhini) — до 21 рода. Их хвост не бывает хватательным. Семейство включает подсемейства собственно Мартышковые и Колобусовые. Мартышки (*Cercopithecus*) обитают в Африке южнее Сахары, макаки (*Macaca*) — в Южной Азии (в частности, макак-резус *M. mulatta*), Северной Африке и на юге Европы, павианы (*Papio*) — в Африке. Особому семейству принадлежат близкие к человекообразным обезьянам Гиббоны (род *Hylobates*), обитатели Юго-Восточной Азии. Они выделяются крайним развитием адаптации к перемещению в древесной кроне на руках (брахиации) и акустической коммуникации. Наконец, три рода Гоминид населяют экваториальную Африку (шимпанзе *Pan*, горилла *Gorilla*) и Большие Зондские о-ва (орангутан *Pongo*).

Отряд Хищные (Carnivora)

Включает 11 семейств и около 270 видов, т. е. немногим более 5 % от всех ныне живущих млекопитающих. В настоящее время в состав этого отряда включают и ластоногих. По строгим современным правилам, объединение тюленей оказывается парафилетичным (произошли от разных семейств хищных) и потому лишь условно может считаться единым таксоном. Отряд Хищные подразделяют на два подотряда — Собакоподобные и Кошкоподобные. Очень разнообразны по размерам и массе тела — от 150 г (у ласки) до 1 т (у белого медведя) и даже 3,5 т, если иметь в виду ушастого тюленя — моржа. Распространены они всесветно. Хорошо развиты все органы чувств. В дифференцированной зубной системе плотоядных видов (см. рис. 169, *А*) выделяются крупные клыки, предназначенные для умерщвления добычи, и щёчные (хищнические) зубы (Pm_4 и m_1) с режущими гребнями, рассчитанными на разрезание связок, сухожилий и разрушение костей. У всеядных, насекомоядных и растительноядных видов щёчные зубы утрачивают режущие кромки и превращаются в давящий инструмент. В большинстве ведут одиночный образ жизни, но ряду видов присущи сложные формы социальной организации.

Более разнообразны представители подотряда Собакоподобные. Семейство Псовые (Canidae) объединяет до 40 видов с массой тела от 1 кг до 80 кг. Самый мелкий среди них — это фенек (*Fennecus zerda*), ночной насекомоядный обитатель песчаных пустынь Северной Африки, напоминающий лисицу, но с огромными ушами. Самый крупный — волк (*Canis lupus*). Семейство Медвежьи (Ursidae), имеющее родственные связи с сивучами и моржами, включает собственно медведей, чисто плотоядных (как белый медведь *Ursus maritimus*) и всеядных, как чёрный, или гималайский, медведь (*Ursus thibetanus*, рис. 179, *11*). Знаменитая

большая панда (*Alluropoda melanoleuca*) чисто растительноядна. Бурый медведь (*Ursus arctos*) любопытен изменчивостью размеров — от 80 кг массы тела (горы Ценральной Азии) до 800 кг (Камчатка, Аляска). У представителей семейства Куньи (Mustelidae) — как правило, длинное гибкое туловище при относительно коротких конечностях. Предполагают, что древние куньи дали начало семейству Настоящие тюлени. Масса тела — до 32 кг (у росомахи *Gulo gulo*). В основном чисто плотоядны, специализированы в ихтиофагии (обыкновенная выдра *Lutra lutra*) или потреблении бентосных морских беспозвоночных (калан *Enhydra lutris*), но для соболя (*Martes zibellina*) важны растительные корма — кедровые орехи. Распространён латентный период — задержка имплантации после спаривания (летом) до следующей весны.

Семейство Гиеновые (Hyaenidae, масса тела 25—80 кг) относится уже к подотряду Кошкоподобные хищные. Это обитающие в Африке и Юго-Западной Азии, обладатели крупной головы с чрезвычайно сильными челюстями; передние конечности длиннее задних, что создаёт характерный силуэт. Эффективные падальщики, способные к активной охоте, особенно пятнистая гиена (*Crocuta crocuta*), живущая семейными группами — кланами — с жёсткой социальной структурой. В основе её лежит высокая агрессивность самок вследствие переизбытка у них мужского полового гормона, дающего побочный эффект в виде мужеподобной морфологии гениталий. Самцы живут одиночно, вне клана. Наиболее обширное и архаичное семейство среди кошкоподобных — это Виверровые (Viverridae — циветы и генеты), средних размеров обитатели юга Евразии и Африки. Прежде сюда включали и мангустовых (Herpestidae), но позже отделили из-за их обнаруженного сходства с гиеновыми.

Наиболее высокоадаптированными хищниками в отряде считаются Кошачьи (семейство Felidae), разнообразные по размерам тела (масса от 2,5 до 300 кг) и подразделяемые на 3 группы — мелких кошек, как обитающий в пустынях каракал (*Felis caracal*, рис. 179, *12*), крупных кошек и гепарда. Все они исключительно плотоядны. Добычу не преследуют, а скрадывают, после чего настигают коротким рывком и ловят передними лапами с острыми втяжными (за счёт переразгибания конечных фаланг) когтями. Челюсти, используемые только для умерщвления и расчленения добычи, укорочены, число зубов уменьшено. Иначе охотится гепард (*Acinonyx jubatus*), настигающий добычу в результате короткого преследования (на дистанции в несколько сотен метров) с рекордной для наземных позвоночных скоростью (более 100 км/ч). Специализации в скоростном беге подчинена вся его организация, когти не втяжные. Самый обширный род — Кошки (*Felis*) — от 8 до 30 видов. Другие известные роды — Рысь (*Lynx*), Пума (*Puma*), Ирбис (*Uncia*), наконец Пантера (*Panthera*) с четырьмя наиболее крупными видами. Среди них лев (*P. leo*) отличается высокой социальностью — живёт семейными группами (прайдами).

Из трёх семейств, составлявших прежде отряд Ластоногие (Pinnipedia), Сивучёвые (или Ушастые тюлени, Otariidae) и Моржиные (Odobenidae) считаются потомками древних медведей, а Настоящих тюленей (семейство Phocidae) сближают с предками куньих. В целом это объединение включает 32 вида, населяющих воды Арктики, Антарктики, побережья Атлантического, Тихого океанов и некоторых внутренних водоемов (оз. Байкал, Каспий). Мощная прослойка подкожного жира составляет до четверти массы тела животных. Конечности преобразованы в ласты, хвост редуцирован. Ушастые тюлени и моржиные для перемещения на суше ис-

пользуют конечности, настоящие тюлени ползают на брюхе, продвигаясь только за счёт волнообразного изгибания тела в вертикальной плоскости. Зубы, за исключением клыков, уменьшены в размерах и упрощены по форме. Ушные раковины также редуцированы, а у моржей и настоящих тюленей полностью отсутствуют. Питаются в воде, ловят мелкую рыбу и беспозвоночных как кольчатая нерпа (*Phoca hispida*, рис. 179, *13*), у обитающего циркумполярно в антарктических водах морского леопарда (*Hydrurga leptonyx*) важную долю рациона составляют пингвины и мелкие тюлени, морж (*Odobenus rosmarus*) «вспахивает» дно своими бивнями и потребляет бентосных беспозвоночных, хотя некоторые особи также переходят к хищничеству. Размножаются тюлени на суше или на льдинах.

Отряд Китообразные (Cetacea)

Включает два подотряда (Усатые киты, Mystacoceti, и Зубатые киты, Odontoceti) с 78 видами. Масса тела от 23 кг до 160 т (при 30 м длины). Исключительно водные животные, встречающиеся во всех регионах Мирового океана. Известны также четыре пресноводные формы зубатых китов из рек Южной Америки и Юго-Восточной Азии. Обладают обтекаемой формой тела, а также способностью нырять на большую глубину (до 1,5 км) и оставаться под водой до 1 часа. Передние конечности преобразованы в плавники, задние полностью редуцированы, широкий хвостовой плавник лежит в горизонтальной плоскости и совершает вертикальные движения. У многих видов присутствует спинной плавник, который, как и хвостовой, не имеет опорного скелета. Шейный отдел позвоночника сильно укорочен и негибок, но включает типичный для зверей набор из семи позвонков, буквально листовидных. Щитовидный хрящ гортани и надгортанник в виде клюва вставлены у китообразных в отверстие вторичных хоан и прижаты мягким нёбом, благодаря чему дыхательные пути изолированы от ведущей в пищевод полости глотки. Шерстный покров и ушные раковины отсутствуют. У зубатых китов единственная ноздря открывается в виде «дыхала» на макушке. При помощи окружённых лицевой мускулатурой воздушных камер (выпячиваний канала ноздри) они производят интенсивные звуки высокой частоты, используемые для общения и эхолокации (ради ориентации и в охотничьих целях). Развитая звуковая сигнализация присуща также усатым китам. Головной мозг у представителей обоих подотрядов крупный, сложно организованный. Толстый подкожный слой жира служит эффективным теплоизолятором и способствует обтекаемости тела. Зубы мелки и у многих форм чрезвычайно многочисленны (до 240 штук). Единственный по-настоящему крупный представитель зубатых китов — кашалот (*Physeter catodon*, масса тела до 50 т при длине до 20 м). Рекордная глубина и продолжительность погружения (см. ранее) позволяют ему охотиться на гигантских глубоководных кальмаров. Несоразмерно крупную голову кашалота, которая вмещает огромный спермацетовый мешок, считают аварийным поплавком, выносящим кита на поверхность, если запас кислорода иссяк у него на большой глубине.

Существуют несколько видов некрупных пресноводных речных и озёрных дельфинов, часть которых принадлежит отдельным семействам. В самое обширное семейство отряда — Дельфиновые (Delphinidae) — входят дельфин-белобочка (*Delphinus delphis*), самый крупный из дельфинов касатка (*Orcinus orca*, массой до 9 т и длиной до 10 м) и др. Усатые киты беззубы, они питаются крилем и

другими массовыми мелкими организмами, отцеживая их из воды при помощи образованного «китовым усом» фильтра. Это два ряда треугольных поперечных роговых пластин (от полутора до нескольких сотен пар), которые свешиваются с нёба и размочалены по внутреннему краю в виде бахромы, совместно формируя сплошной волокнистый слой. Кит захватывает полный рот воды вместе с добычей, после чего закрывает его и языком выдавливает воду. Особенно объёмиста ротовая полость у полосатиков, обладателей многочисленных продольных складок на брюшной стороне передней части тела, например у голубого кита (*Balaenoptera musculus*, рис. 179, *14*). Серый кит (*Eschrichtius gibbosus*) вспахивает нижней челюстью дно, после чего отцеживает из воды поднятых бентосных животных. Размножаются крупные киты раз в 2 года, рождая после длительной беременности (примерно 1 год) единственного относительно крупного детёныша длиной от пятой доли до трети тела матери.

Отряд Сирены (Sirenia)

В отряде Сирены два семейства с четырьмя видами. Масса тела дюгоня (*Dugong dugon*) составляет 1 т при длине 10 м, вымершая в историческое время стеллерова корова, вероятно, достигала массы около 3,5 т и 10 м длины. Дюгони населяют прибрежные воды Индийского и Тихого океанов, а ламантины (*Trichechus*) — устьевые участки рек Центральной, Южной Америки и Западной Африки. Форма тела обтекаемая, хотя и менее стройная, чем, например, у дельфинов. Сирены обнаруживают признаки конвергентного сходства с китообразными (редукция задних конечностей, горизонтальный хвостовой плавник, ноздри на верхней поверхности морды и т.д.) и ластоногими (короткие вибриссы на верхней губе, бивни у самцов, наружное слуховое отверстие без ушной раковины и т.д.), хотя эволюционно сближаются с хоботными. Питаются водной растительностью. Зубы либо постоянно сменяются по мере снашивания (у ламантинов), либо обладают неограниченным ростом (у дюгоней). Сирены обладают сложным многокамерным желудком и чрезвычайно длинным кишечником. Держатся парами или семейными группами, активны ночью.

Отряд Хоботные (Proboscidea)

Сохранились лишь два вида, относящихся к одному семейству. В миоцене родственники современных хоботных населяли все континенты, за исключением Антарктиды и Австралии. Современные слоны — самые крупные наземные млекопитающие, африканский слон (*Loxodonta africana*) — до 4 м высоты и до 7,5 т массы; индийский слон (*Elephas maximus*, рис. 179, *15*) поменьше — до 3 м высоты и до 5 т массы. Столбообразный характер конечностей помогает выдерживать создаваемые весом нагрузки. Даже при самом скоростном передвижении слонов (быстрый шаг — до 60 км/ч) хотя бы одна из конечностей сохраняет контакт с субстратом. Пальцы кисти и стопы расходятся в стороны, охватывая крупную волокнистую подушку и формируя широкую округлую опорную площадку. Она ограничивает погружение конечности при движении по топкому грунту и, что очень важно, облегчает её отрывание, поскольку сужается при поднимании, впуская в лунку воздух. Хобот, производное носа и верхней губы, по всей

длине пронизан двумя носовыми ходами. Зубная система редуцирована до двух верхних резцов, образующих бивни, и одного щёчного зуба в каждой половинке челюсти (имеющего шесть смен). Этот зуб имеет высокую коронку из многих поперечных дентиновых пластин. Главный корм слонов — листья и тонкие ветви деревьев. Головной мозг отличается большой массой (до 5,5 кг) и сильно развитой складчатостью коры переднего мозга при значительном объёме височных долей (отвечающих здесь за память). Слоны живут стадами из нескольких десятков самок с детёнышами с чёткой иерархической структурой (со старшей самкой во главе). Самцы держатся отдельно вне периода размножения. Слоны имеют самые длительные сроки беременности — 18—22 месяца.

Отряд Даманы (Hyracoidea)

Единственное семейство с четырьмя видами; встречаются на юге Передней Азии и по всей Африке. Небольшие животные (до 4,5 кг) плотного телосложения, бесхвостые, с короткой шеей; слегка вытянутая мордочка с расщепленной верхней губой. В кисти пять пальцев, из которых только четыре действующие, а в стопе — четыре, из которых внутренний сильно укорочен. II палец стопы — с когтем, который используется для расчесывания меха, на концах остальных пальцев — плоские, похожие на копытца ногти. Зверьки растительноядные, дневные, матуронатные. Скалистый даман (*Procavia capensis*, рис. 179, *16*) живёт в каменистых россыпях и на скалах. Зверьки укрываются в естественных полостях и роют норы. По происхождению даманов сближают с хоботными.

Отряд Непарнокопытные (Perissodactyla)

Современные виды этого отряда (всего 18, с массой тела до 3,5 т) объединяют в три семейства (Лошадиные, Тапировые и Носороговые). Встречаются в Восточной и Южной Африке, Передней, Средней и Центральной Азии, Индокитае, Малайзии, а также в Центральной и Южной Америке. На каждой конечности функционируют либо три, либо единственный III палец. В зубных рядах сохраняются резцы, клыки редуцированы или отсутствуют. В формировании жевательной поверхности участвуют как предкоренные, так и коренные зубы, имеющие у многих высокую коронку. Все виды чисто растительноядны. Желудок простой формы, переваривание клетчатки доступно слабо и происходит в основном за счет симбионтов в слепой кишке. Головной мозг относительно невелик, но кора конечного мозга образует сложный узор борозд и извилин, обонятельные доли хорошо развиты. Матка примитивного двурогого типа. Детёныши, как и у других копытных, рождаются хорошо развитыми (матуронатны). Тапировые (семейство Tapiridae, масса тела до 200 кг) распространены в Центральной и Южной Америке и в Юго-Восточной Азии. Верхняя губа и нос сращены в небольшой подвижный хобот. Близки к носорогам, своим обликом воспроизводят их предполагаемых предков. Носороговые (семейство Rhinocerotidae) достигают почти рекордных размеров для современных зверей и массы до 3,5 т. Кожа почти без волос, рог же своим материалом напоминает стопку склеенных волос. Длина переднего рога у белого носорога (*Ceratotherium simum*, рис. 179, *17*) может достигать 160 см.

Семейство Лошадиные (Equidae, масса тела 120—350 кг) включает только один современный род *Equus* с 8—11 видами (два или три вымерли в историческое время). По способности к длительному быстрому бегу и в некоторых других отношениях лошади относятся к наиболее продвинутым копытным. Щёчные зубы с высокой коронкой адаптированы к ускоренному износу, но способность к сбраживанию клетчатки при помощи симбионтов развита слабо; возможно, этим и обусловлено наблюдаемое вымирание видов отряда.

Отряд Парнокопытные (Artiodactyla)

Различают до 9 семейств, объединяющих 174 вида с массой тела от 2 кг до 3,2 т. Распространены всесветно, за исключением Австралии и Антарктиды, населяют разнообразные местообитания от тропиков до приполярных районов и высокогорий. Большинство видов — это жвачные, идеально реализующие жизненную форму копытного животного, определяемую комбинацией способности к освоению массового доступного корма (перетирающая зубная система, использование симбионтов) и защиты от посягательства хищников (высокий рост для зрительного контроля окрестностей, быстрый бег). Желудок почти у всех (кроме свиней, семейства Suidae) усложнён. Верхние резцы большинством утрачены, клыки иногда образуют бивни (свиней), жевательная поверхность образована только коренными зубами. Нижняя челюсть широко подвижна в горизонтальной плоскости. На передних и задних конечностях сохраняется по два или четыре пальца (главные из них — III и IV) с относительно небольшими копытами. В качестве оборонительного средства и оружия для брачных турниров у большинства присутствуют рога (см. с. 373). Нежвачные группы — это бегемоты и свиные. Бегемоты (семейство Hippopotamidae, два вида) — полуводные звери, обитают в Африке южнее Сахары. Обыкновенный бегемот (*Hippopotamus amphibius*), обладающий рекордными размерами в отряде, кормится нежными растениями в водоёмах и на окрестных лугах (по ночам), имеет сложный желудок, но притом бугорчатые щёчные зубы с низкой коронкой. Нижняя челюсть несёт огромный клык (иногда более 60 см) и первый резец. Наиболее архаичные современные парнокопытные — это Свиные (семейство Suidae, масса тела до 350 кг), обитающие в лесах и кустарниковых зарослях от умеренной до тропической зон в Старом Свете. Американских родственников свиней, пекари, сейчас относят к отдельному семейству (Tayassuidae, масса до 30 кг). Свиньи всеядны, для них характерен полный зубной ряд с бугорчатыми щёчными зубами, простой желудок, в четырехпалых кисти и стопе боковые пальцы (II и V) касаются земли. Единственный среди копытных, использующий убежища, — африканский бородавочник (*Phacochoerus aethiopicus*) — даже роет норы. Высокоплодовиты, матуронатны. Пекари продвинуты сильнее типичных свиней. У них трехкамерный желудок, боковые пальцы не касаются земли, в стопе всего три пальца. В помёте только два детёныша, при рождении они развиты лучше, чем у свиней.

Семейство Верблюдовые (Camelidae) из подотряда Мозоленогие (Tylopoda) чётко обособлены от обширного подотряда Жвачные. Их двухпалая конечность заметно расширена для опоры на грунт, но это не копыта, а распластанные по субстрату пальцы, покрытые сверху мягкой кожей, а снизу толстыми эпидермальными подушками — «мозолями». Маленькие копытца одевают концевые фаланги

и едва участвуют в опоре. В верхней челюсти три клыковидных зуба — крайний резец, клык и первый предкоренной. Семейство включает три вида южноамериканских лам, в частности ламу гуанако (*Lama guanicoe*, рис. 179, *18*, масса тела до 75 кг), известную в одомашненном состоянии под именем *Lama glama*, и два вида обитающих в Африке и Евразии верблюдов (*Camelus*, масса до 650 кг).

Подотряд Жвачные (Ruminantia) объединяет наиболее специализированных фитофагов, у которых существенно преобразована пищеварительная система. Приспособлены к производительному срыванию (а не срезанию) листьев благодаря утрате верхних резцов и формированию мягкого захвата, эффективному пережёвыванию высокими щёчными зубами растительной массы, сброженной в первом отделе многокамерного желудка (см. с. 397). Наиболее архаичны несколько видов оленьков (семейство Tragulidae, масса тела 2—2,5 кг), самые мелкие современные копытные из Африки и Юго-Восточной Азии. Их щёчные зубы имеют низкие коронки, а в желудке всего три камеры (отсутствует книжка). Важное место в рационе занимают упавшие плоды. Оленьи (семейство Cervidae) вполне типичные жвачные. Распространены в Евразии, Новом Свете, акклиматизированы в Австралии, в Африке редки. Отличаются присутствием сменных костных рогов (см. с. 373), как правило, ветвистых.

Олени разнообразны по размерам (масса тела от 40 до 800 кг), подвержены половому диморфизму (самки мельче), особенно у некоторых видов, например у благородного оленя (*Cervus elaphus*), самого крупного в роде и, вероятно, наиболее продвинутого в семействе. Его ареал очень широк (ныне — разорван). Рога имеют, как правило, только самцы, но у северного оленя (*Rangifer tarandus*) — также и самки, которым они служат важным средством адаптации к экстремальным условиям (как источник биостимуляторов и фактор повышения социального статуса).

Оленям, прежде всего северному, присущ особо тёплый мех, поскольку сердцевина остевых волос содержит воздух, они как бы вздуты. К парнокопытным относятся такие известные виды, как жирафы (*Giraffa*), североамериканский вилорог (*Antilocapra americana*, рис. 179, *19*), единственный вид со сменными кератиновыми (эпидермальными) чехлами рогов при постоянной костной основе. Последнее семейство отряда — это Полорогие (Bovidae) с характерными двухслойными рогами (см. с. 373). Естественное распространение полорогих охватывает Евразию, Африку и Северную Америку. Различают до 48 родов, таких как бизоны (*Bison*), буйволы (например, индийский буйвол *Bubalus. arnee*, рис. 179, *21*), канны (*Taurotragus*), яки (*Poephagus*), гну (*Connochaetes*), газели (например, газель Томсона *Gazella thomsoni*, рис. 179, *20*), сайгаки (*Saiga*), козлы (*Capra*), бараны (*Ovis*) и др.

Отряд Грызуны (Rodentia)

Самый многочисленный и разнообразный отряд плацентарных млекопитающих, включающий 30 семейств и приблизительно 2 000 видов, что составляет около 40 % состава подкласса. Выделяют подотряды Sciuromorpha (семейства Беличьи, Бобровые, Мешотчатые прыгуны), Myomorpha (Мышеобразные, 10 семейств), Hystricomorpha (с семейством Дикобразовые) и Caviamorpha (Американские грызуны). Выделены также Соневые (семейство Gliridae), африканские эндемики —

капский долгоног (*Pedetes capensis*), а также близкие семейства Шипохвостовые, Anomaluridae (7 видов) и Землекоповые, Bathyergidae (до 15 видов). Распространены грызуны всесветно, за исключением Антарктиды. Для них характерно наличие только одной пары резцов, притом постоянно растущих. На месте клыков и передних предкоренных осталась широкая диастема. Число жевательных зубов составляет в среднем 12—16 (варьирует от четырех до 24). Желудок однокамерный или (реже) частично подразделён на две камеры. Клетчатку переваривают при участии симбионтов передней камеры желудка и слепой кишки. Головной мозг относительно невелик, большие полушария гладки. Из органов чувств наиболее развиты обоняние, слух и тактильная рецепция.

В семействе Беличьи (Sciuridae), близком к общим предкам, насчитывают 230 видов (массой от 10 г до 7 кг). Они потребляют высококалорийные растительные корма, а также мелких животных. Их бугорчатые щёчные зубы не приспособлены к обработке грубого растительного корма. В подавляющем большинстве дневные, обладатели цветного зрения. Часть ведёт древесный образ жизни (белки, видимо, исходная жизненная форма для семейства), другая — роющий (суслики, сурки) или промежуточный (бурундуки). Несколько обособлены летяги — древесные формы с широкими летательными перепонками по бокам тела, в отличие от белок, ночные и впадающие зимой в спячку.

Семейство Бобровые объединяет всего два близких вида околоводных зверей (масса тела до 30 кг), рождающих зрелых детёнышей.

Обособленное семейство Соневые (Gliridae; 30 видов) имеет сложную внутреннюю структуру, один из симптомов реликтового характера группы. Мелкие грызуны в основном древесные, поедают мягкие плоды и мелких животных. Внешне похожи на маленьких белок, но впадают в спячку, активны по ночам. В широколиственных лесах Европы и Кавказа распространена соня-полчок (*Glis glis*, рис. 179, *22*).

В подотряд Мышеобразные объединены 10 семейств, из которых здесь упомянуты лишь основные. Тушканчиковые (семейство Dipodidae) делят на две группы — пятипалых и более продвинутых трёхпалых. Это сумеречные и ночные зверьки мелких и средних размеров, обитающие в пустынях и других засушливых ландшафтах Евразии и Северной Африки. При двуногом беге путём рикошетирующих прыжков на длинных и мощных задних конечностях в качестве балансира используют длинный хвост, передние конечности сильно редуцированы. Роют норы, нередко довольно сложные. Потребляют сравнительно высококалорийные растительные корма.

Семейство Слепышовые (Spalacidae) включает два рода грызунов средних размеров, высокоспециализированных землероев. У них глаза скрыты под кожей. Роют слепыши резцами, позади которых губы смыкаются, изолируя ротовую полость от внешней среды. Обширное семейство Хомяковые (Cricetidae) объединяет около 600 видов зверьков мелких и средних размеров. Есть пустынные, как слепушонки (*Ellobius*), арктические, как обитающие в тундре лемминги (*Lemmus*), полуводные, как происходящая из Северной Америки ондатра (*Ondatra zibethicus*; массой тела до 1,5 кг). Активны круглый год, роют норы различной сложности, хорошо адаптированы к подземной жизни слепушонки, роющие резцами, изолированными от ротовой полости, и цокоры (*Myospalax*), обрабатывающие грунт когтистыми передними лапами. Настоящие хомяки в основном зерноядны, полёвки же (подсемейство Arvicolinae) потребляют более грубые растительные корма;

перетирают их щёчными зубами с высокими призматическими коронками, у некоторых — с неограниченным ростом, поскольку лишены корней. Песчанки (семейство Gerbillidae, около 80 видов), некрупные подвижные грызуны, внешне напоминающие мышей и тушканчиков. Обитают в открытых засушливых ландшафтах Африки и юга Азии, включая Среднюю и Центральную Азию. В основном зеленоядны.

Одно из наиболее обширных семейств — Мышиные (семейство Muridae; примерно 400 видов с массой 10—500 г). В Новом Свете мышиных экологически замещают многочисленные хомяковые. Мыши и крысы активны в сумерках и ночью, зимней спячки не имеют. Высокоплодовиты, более длинноноги, длинноухи и длиннохвосты, чем полёвки. Потребляют животные и калорийные растительные корма, коренные зубы с корнями и бугорчатой коронкой. Наиболее известны домовая мышь (*Mus musculus*), лесные, полевые мыши (*Apodemus*), обыкновенные крысы (*Rattus*).

Дикобразы — крупные, чисто растительноядные грызуны тяжёлого сложения, защищённые преобразованными из волос крупными иглами. Это матуронатные звери, дающие один помёт в году. Ныне их причисляют к двум неродственным группам.

Во-первых, это наземные восемь видов семейства Hystricidae (с массой тела до 27 кг), населяющие тёплые области Старого Света, во-вторых, 11 видов американских дикобразов семейства Erethizontidae (масса до 18 кг), приспособленные к лазанию и проводящие всю жизнь на деревьях.

В южноамериканское семейство Свинковые (Caviidae, 15 видов) помещены зеленоядные зверьки с характерным обликом морской свинки (*Cavia porcellus*), но, кроме того, более крупные, длинноногие, бегающие наподобие зайцев, но короткоухие — род мара (*Dolichotis*). В отдельное семейство, близкое к предыдущему, выделена водосвинка, или капибара (*Hydrochoerus hydrochoerus*; масса до 80 кг), — самый крупный современный грызун. Существует ещё несколько американских семейств с такими известными представителями, как крупные фруктоядные прекрасно бегающие агути (*Dasyprocta*), обитатели каменистых склонов и остепнённых равнин шиншиллы (Chinchilla), полуводная нутрия (*Myocastor*), ценный пушной зверь, акклиматизированная в тропиках и субтропиках Северной Америки, Европы, Закавказья, Средней Азии.

Наконец, заслуживают упоминания Землекоповые (Bathyergidae, до 15 видов), обитатели африканских пустынь южнее и восточнее Сахары. Особенно своеобразны адаптации голых землекопов (*Heterocephalus*), тело которых действительно покрыто лишь редкими вибриссоподобными волосками, температура понижена (32 °С). При помощи когтей и резцов они роют длинные разветвлённые норы с многочисленными камерами, в которых проводят всю жизнь. Семейная группа в несколько десятков особей организована вокруг единственной размножающейся самки (более крупной) по типу муравьиной семьи. Потребляют калорийный растительный корм (луковицы, корневища), щёчные зубы бугорчатые, их число у многих сокращено.

Отряд Зайцеобразные (Lagomorpha)

Различают два семейства с 59 видами. Распространены всесветно, за исключением Мадагаскара, Зондского архипелага и Антарктиды. Населяют разнообразные местообитания от тундры до тропиков. Зубы без корней, с постоянным ростом.

На месте клыков обширная диастема, в верхней челюсти есть дополнительная пара резцов, примыкающая сзади к главным. Характерны крупные ушные раковины и обращённые вбок глаза. Для переваривания клетчатки сбраживают её в огромной слепой кишке при помощи симбионтов и с неизбежным в подобных случаях повторным пропусканием продукции ферментатора через пищеварительный тракт (копрофагии). Ладони и подошвы полностью покрыты шерстью. Ведут одиночный образ жизни (зайцы) или образуют довольно плотные поселения (пищухи, кролики). Открытоживущие виды рождают детёнышей хорошо развитыми (матуронатные виды), а те, кто используют убежища, — голыми и слепыми (имматуронатные).

Пищуховые (семейство Ochotonidae) представлены единственным родом пищухи (30 видов массой до 350 г, например, северная пищуха *Ochotona alpina*, рис. 179, *23*); распространены в Евразии, Северной Америке и Северной Африке, в предгорьях и горах до высоты 6 тыс. м, используют убежища (полости в россыпях камней или норы), имеют в основном дневную активность. У многих хорошо развито звуковое общение. Сушат и запасают сено в небольших стожках (отсюда второе название группы — сеноставки).

Зайцы (семейство Leporidae) приспособлены к быстрому бегу, их задние ноги намного длиннее передних. Сумеречные и ночные виды, многие роют норы (кролики). В помёте 2—8 детёнышей, иногда — до 15. Заяц-беляк (*Lepus timidus*, массой 3—5 кг) адаптирован к многоснежным зимам умеренной и таёжной зон. Приобретает к зиме белый мех, имеет особо сильно опушённые стопы для бега по рыхлому снегу.

Отряд Прыгунчики (Macroscelidea)

Единственное семейство Прыгунчиковые — 15 видов с массой тела 30—440 г. Другое название — слоновые землеройки — отражает присущую этим животным вытянутую гибкую мордочку в виде хоботка, как у короткоухого прыгунчика (*Macroscelides proboscideus*, рис. 179, *24*). Характерны также крупные глаза и ушные раковины, длинные лапы и хвост. Внешне напоминают тушканчиков и так же передвигаются рикошетирующим бегом. В стопе сращение костей образует цевку.

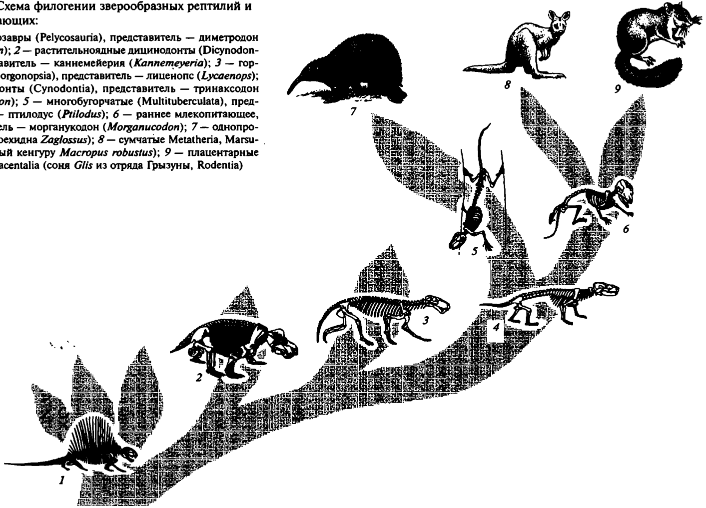
Питаются преимущественно насекомыми. Населяют разнообразные биотопы Северной и Юго-Восточной Африки от открытых степей и саванн до тропических лесов. Активны в дневное или сумеречное время. Детёныши рождаются зрячими, в шерсти, развиваются быстро.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Поскольку млекопитающие несомненно занимают верхнюю ступень на эволюционной лестнице позвоночных, можно было бы думать, что они происходят от какой-то прогрессивной ветви рептилий, обособившейся в сравнительно недавнее время (рис. 180). Но в действительности предки млекопитающих начали своё эволюционное развитие ещё в середине карбона от весьма примитивных рептилий, у

Рис. 180. Схема филогении зверообразных рептилий и млекопитающих:

1 — пеликозавры (Pelycosauria), представитель — диметродон (*Dimetrodon*); *2* — растительноядные дицинодонты (Dicynodontia), представитель — каннемейерия (*Kannemeyeria*); *3* — горгонопсы (Gorgonopsia), представитель — лиценопс (*Lycaenops*); *4* — цинодонты (Cynodontia), представитель — тринаксодон (*Thrinaxodon*); *5* — многобугорчатые (Multituberculata), представитель — птилодус (*Ptilodus*); *6* — раннее млекопитающее, представитель — морганукодон (*Morganucodon*); *7* — однопроходные (проехидна *Zaglossus*); *8* — сумчатые Metatheria, Marsupialia (горный кенгуру *Macropus robustus*); *9* — плацентарные Eutheria, Placentalia (соня *Glis* из отряда Грызуны, Rodentia)



которых наметился синапсидный способ редукции покровного панциря головы. Эту группу синапсид назвали пеликозаврами (Pelycosauria; рис. 181, *А*, *Б*), а всё обширное объединение, принимаемое многими авторами за отдельный класс амниот, — зверообразными рептилиями (Theromorpha). Первоначальное выделение пеликозавров на фоне амфибийных предков могло быть результатом адаптации к питанию крупной добычей. Это первые настоящие хищники среди амниот. К концу карбона и особенно в начале перми группа претерпела бурный расцвет формообразования и создала богатую фауну (более 170 родов). К этому времени существенно расширился адаптивный диапазон пеликозавров, но большинство их обитало на суше, питаясь растительной и животной пищей. В начале перми доминирующей группой стали хищные пеликозавры, такие как *Sphenacodon* и *Dimetrodon* (рис. 181, *А*), крупные животные, до 3 м длиной.

Во многих отношениях пеликозавры оставались достаточно примитивными для рептилий: их конечности были широко расставлены, височная яма была небольшой, а скуловая дуга — широкой и массивной. Но зубы пеликозавров обнаруживали начальные этапы дифференцировки: на предчелюстных костях они напоминали резцы; за ними шли парные клыки, но конические щёчные зубы ещё не были приспособлены к пережёвыванию пищи.

Для пеликозавров было характерно отсутствие известной у многих низших тетрапод ушной вырезки на заднем краю крыши черепа (см. рис. 110, *Д*, *16*), которая предположительно возникала на месте брызгальца, вмещала барабанную перепонку и занимала подходящее положение для передачи вибраций с перепонки через *стремя* (рудимент подвеска — hyomandibulare) на внутреннее ухо. У этих ранних синапсид по причинам, связанным с техникой обработки корма, челюстной сустав располагался очень низко, крупное *стремя* тянулось к нему, контактировало с *квадратной* и *сочленовной* костями. Возможно, оно передавало вибрации с грунта через нижнюю челюсть (сейсмический слух). Упомянутые выше (сфенакодонтные) пеликозавры (как и более поздние зверообразные рептилии) имели на наружной стороне *угловой* кости так называемую *отогнутую пластинку* (рис. 181, *Б*, *13*), которая тонким и широким гребнем выступала от наружной стороны кости, располагаясь параллельно её боковой поверхности. Как предполагают, под ней находилась воздушная полость, возникавшая как выпячивание канала брызгальца. Эта воздушная камера позволяла отогнутой пластинке колебаться, поддаваясь давлению звуковой волны, и могла служить резонатором. Таким образом, очевидно уже у пеликозавров чувствительность к звуковым колебаниям в воздухе была приурочена к области челюстного сустава, тем самым наметились предпосылки к формированию здесь среднего уха.

У многих пеликозавров, представителей разных семейств, на спинной стороне существовала кожная складка, соединявшая необычайно высокие (до 1 м) остистые отростки туловищных позвонков, от плечевого пояса и по крестцовый отдел. Причём у некоторых пеликозавров (*Edaphosaurus*) эти ости несли короткие поперечно ориентированные выступы. Высказывались разные предположения относительно назначения этого «паруса», но согласно наиболее убедительной версии, складка имела богатое кровоснабжение и могла играть важную роль в поведенческой терморегуляции пеликозавров как орган регулируемого поглощения тепла или, наоборот, теплоотдачи.

В ранней перми на смену пеликозаврам пришли их более прогрессивные потомки — зверообразные рептилии (Therapsida), которые тоже стали доминирую-

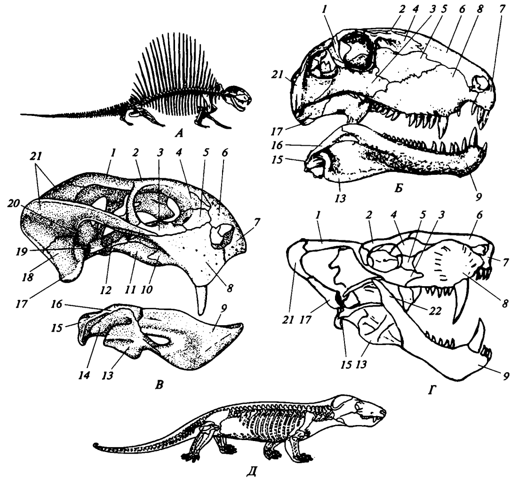


Рис. 181. Морфологические особенности некоторых зверообразных рептилий:

А — скелет пеликозавра *Dimetrodon*; *Б* — череп диметродона; *В* — череп дицинодонта (*Dicynodon*); *Г* — череп горгонопса *Sauroctonus*; *Д* — скелет цинодонта *Cynognathus* (длина черепа до 75 см); *1* — заглазничная кость; *2* — лобная кость; *3* — скуловая кость; *4* — предлобная кость; *5* — слёзная кость; *6* — носовая кость; *7* — предчелюстная кость; *8* — верхнечелюстная кость; *9* — зубная кость; *10* — поперечная кость; *11* — крыловидная кость; *12* — переднеклиновидная кость; *13* — отогнутая пластинка угловой кости; *14* — угловая кость; *15* — сочленовная кость; *16* — надугловая кость; *17* — квадратная кость; *18* — квадратноскуловая кость; *19* — верхнекрыловидная кость; *20* — переднеушная кость; *21* — чешуйчатая кость; *22* — венечный отросток зубной кости

щей группой. Примерно за 40 млн лет от средней перми до среднего триаса они дали сотни видов.

Хотя среди терапсид было немало высокоспециализированных растительноядных форм, в большинстве это были хищники, принадлежавшие к зверозубым рептилиям, или териодонтам (Theriodontia).

У терапсид *отогнутая пластинка* угловой кости выражена значительно сильнее, и её значение как маркёра области восприятия звуков из воздуха подтверждается выраженным в разной степени подразделением нижней челюсти на два отдела, непрочно связанных между собой. Это крупная зубная кость и располо-

женный позади неё комплекс небольших «постдентальных» костей — сочленовная, угловая, надугловая и ещё две покровные кости. Квадратная кость рыхло связана с черепной коробкой, вместе со стременем, она входит в комплекс образований, предположительно передававших колебания внутреннему уху.

Таким образом, предполагается, что значительный набор скелетных элементов, входивший у предков терапсид в состав челюстного аппарата, оказался вовлечён у них в сферу крайне важной адаптации — формирования среднего уха. Эффективное участие этих костей в передаче звуковых колебаний требовало их подвижности относительно мозговой капсулы и зубной кости и тем самым фактически разрушало общую конструкцию челюстного аппарата, унаследованную от ранних амфибий и сохраненную остальными тетраподами. В результате в линии, ведущей к млекопитающим, сформировалась иная конструктивная основа этого аппарата. Вследствие податливости рыхло скреплённых между собой костных элементов в области челюстного сустава он не мог предоставлять нижней челюсти надёжной опоры, необходимой для сильного сжатия добычи челюстями.

Многие зверообразные рептилии, образовавшие широкий веер вымерших групп, использовали в основном горизонтальные, продольные движения и усилия нижней челюсти.

Например, растительноядные дицинодонты (Dicynodontia), существовавшие с поздней перми Южной Африки до конца триаса, были весьма разнообразны по размерам и строению тела, но имели довольно постоянные пропорции черепа из-за уникальной специализации ротового аппарата (рис. 181, *В*). Височная область черепа была у них удлинена; а скуловая дуга превращена в широкую горизонтальную полку, от обеих сторон которой вероятно начинались челюстные мышцы, ориентированные, судя по конфигурации черепа, почти горизонтально. От зубов чаще всего оставалась лишь пара гипертрофированных верхних клыков, очевидно, впереди обе челюсти несли клювовидный роговой покров. Челюстной сустав отличался продольно растянутой суставной поверхностью на нижней челюсти. Её рельеф свидетельствует о способности к широкому возвратно-поступательному скольжению, при котором острые лезвия роговых чехлов на челюстях могли резать растительный материал.

Другим примером адаптации к использованию продольных движений и усилий нижней челюсти из-за ослабления челюстного сустава могут служить представители териодонтов, горгонопсы (Gorgonopsia) — доминирующие хищники поздней перми (рис. 181, *Г*), охотившиеся на крупную добычу. У них сильно выступали нижние клыки, а щёчные зубы, как и у дицинодонтов, были слабы или отсутствовали. Зубная кость имела длинный венечный отросток (*22*, место крепления располагавшейся позади челюстной мышцы) и вместе с крупным клыком напоминала Г-образный багорик, что позволяло этим животным эффективно разрывать добычу резкими продольными рывками (или, возможно, сериями рывков, используя нижние клыки в качестве виброинструмента).

В начале триаса горгонопсов вытеснили другие, более продвинутые хищники — цинодонты (Cynodontia), непосредственные предки млекопитающих. Правда, «маммализация» (становление типичной для млекопитающих организации) происходила параллельно в нескольких ветвях (большинство которых оказалось тупиковыми), так сказать широким фронтом. Череп цинодонтов был, как правило, низким из-за малых размеров головного мозга, но очень широким, поскольку мощные скуловые дуги были сильно выгнуты в стороны, обрамляя заполненные

мускулатурой обширные височные окна. Мускульные волокна тянулись на венечный отросток не только сзади и изнутри — от черепной коробки, но и снаружи — от скуловой дуги. В ходе эволюции совершилась переориентация последней мускульной порции — область отхождения её волокон от черепа распространилась вперёд с чешуйчатой кости на скуловую и даже на верхнечелюстную, что дало ей способность тянуть нижнюю челюсть вверх и вперёд. Так возникла большая жевательная мышца (массетер), способная уравновесить направленную назад составляющую усилия примитивной (архаичной) части мускулатуры (височной мышцы) и вместе с ней тянуть нижнюю челюсть точно вверх, как это необходимо для обработки пищевых объектов щёчными зубами (т. е. для жевания).

В южноафриканских палеонтологических материалах из раннего триаса фоновой группой (т. е. обильно представленной) были цинодонты из рода *Cynognathus* (рис. 181, *Д*; дословно «собачья челюсть») с типичной для того времени зубной системой хищных животных и с рельефом на скуловой дуге, подтверждающим существование массетера.

Развитием массетера компенсируется неуклонное ослабление заднего отдела нижней челюсти и квадратной кости, не способных предоставить необходимую опору крупной зубной кости. Кроме того, в линии, ведущей к млекопитающим (как и в нескольких слепо окончившихся линиях), зубная кость приобретает новую, независимую опору на осевой череп (а именно, на чешуйчатую кость) — образуется вторичный, или ***маммальный***, челюстной сустав.

Важные изменения произошли также в расположении и структуре парных конечностей териодонтов. В отличие от таковых у пеликозавров теперь конечности расположились под туловищем животных и заняли парасагиттальную плоскость; локтевой сустав оказался направлен прямо назад, а коленный — вперёд. Соответственно этому изменилась и фаланговая формула пальцев, которая на обеих конечностях приобрела одинаковый вид — 2, 3, 3, 3 и 3; такой она осталась и в конечностях современных млекопитающих.

Быстрый морфологический прогресс териодонтов в начале триаса невольно заставляет задуматься, а не у них ли впервые сформировался характерный для млекопитающих волосяной покров? Не они ли первыми стали выкармливать своих детенышей молоком и использовать преимущества гомойотермии?

Чтобы ответить на эти вопросы на палеонтологическом материале, существует лишь один путь — поиски косвенных доводов в пользу возможных прогрессивных достижений этих животных.

Решающими аргументами в этом случае могут стать степень развития вторичного костного нёба у териодонтов, формирование у них вторичного челюстного сустава и, соответственно этому, возникновение различных вариантов жевательных зубов. Наконец, важный критерий принадлежности переходных форм к млекопитающим — это установление дифиодонтии вместо полифиодонтии, характерной для амфибий и рептилий, т. е. ограничение сменяемости зубов только двумя наборами.

На примере представителей рецентных (современных) групп млекопитающих нетрудно убедиться, что вторичное нёбо, разделяя дыхательные и пищеварительные каналы, позволяет животному дышать непрерывно и при пережевывании пищи, и при сосании молока. Кстати, и для того, и для другого нужны мягкие губы и подвижный язык. А потребность в непрерывном дыхательном ритме становится императивом только при необходимости поддержания постоянной температуры

тела. Последнее же недостижимо без использования средств физической терморегуляции, как, например, подкожные накопления жира или волосяной покров. Правда, первоначально волосы могли появиться в роли осязательных антенн, как вибриссы.

Таким образом, морфофизиологическая организация млекопитающих в значительной мере должна была сложиться уже на уровне среднего триаса у продвинутых териодонтов. По типу размножения они, вероятно, были ещё яйцекладущими, поскольку с триаса ведёт своё начало самая примитивная группа современных млекопитающих — однопроходные.

Как показывает ископаемый материал, у примитивных терапсид начала мезозоя вторичное костное нёбо отсутствовало. Но к середине триаса оно получает широкое распространение у самых разных представителей высших териодонтов. Более того, ещё в триасе появились травоядные терапсиды — дицинодонты (см. с. 437), которым для переваривания растительности (со сбраживанием корма при участии симбионтов) также весьма желательной была теплокровность.

В одном очень важном отношении триасовые териодонты практически не продвинулись вперед — как уже упоминалось, их головной мозг был относительно мал.

Бурный прогресс фауны терапсид начинался в холодных климатических зонах, испытывавших влияние южно-гондванских ледников пермского периода. Поэтому создание механизмов поддержания постоянной температуры тела было адаптацией к существованию в диапазоне низких температур: этой цели служил и «парус» пеликозавров, и шерстный покров, и выкармливание детёнышей молоком, и выделение мочевины при отсутствии дефицита влаги, а также и довольно низкий уровень оптимальных температур, характерный для всех звероподобных, если судить хотя бы по температуре тела современных млекопитающих. Так, у современных млекопитающих нормальная температура тела чаще всего варьирует в пределах 36—38 °C, тогда как у птиц — в пределах 40—43 °C. Для борьбы с перегревом звероподобные могли развить многочисленные потовые железы, теплообменник в носовой полости (см. с. 399), выработать особые способы охлаждающего дыхания — полипноэ (одышку).

Поэтому жаркий сухой триас оказался крайне неблагоприятным для зверообразных (терапсид), и к началу юры они почти полностью исчезают из палеонтологической летописи. Вымиранию терапсид способствовало также преследование эффективными четвероногими хищниками из архозавров. Это были текодонты, освоившие быстрый бег наземные крокодилы, ранние родственники динозавров.

На протяжении последующих 80 миллионов лет млекопитающие почти не оставили ископаемых свидетельств своего существования. Те немногие палеонтологические находки, что были собраны в горизонтах юры и мела, позволяют лишь приблизительно судить об их облике и биологии. Очевидно, в это время они были весьма малочисленными. Судя по сохранившимся зубам и фрагментам скелета, в большинстве своём это были мелкие формы, питавшиеся насекомыми. По-видимому, они обитали в густых влажных лесах, которых избегали зауропсиды, и вели преимущественно сумеречный и ночной образ жизни, как и большинство современных млекопитающих. Но похоже именно эта жизнь изгоев оказалась мощным стимулом к развитию у них совершенных органов обоняния, слуха, осязания и параллельно — головного мозга.

Последовательность адаптивных преобразований, ведущих к формированию характерного для млекопитающих среднего уха, довольно ясна. Из отогнутой пластинки угловой кости возникли как барабанная перепонка, так и рамка для неё (рис. 182, *5*). Сочленовная кость на каких-то стадиях процесса тоже формировала заднюю часть рамки (*7*), а позже сохранила связь с центром барабанной перепонки, образовав путь для передачи вибраций через челюстной сустав на квадратную кость и далее по стремени к внутреннему уху. В окончательном виде у млекопитающих угловая кость получила название *барабанной*. Возникший из сочленовной кости (*7*) *молоточек* (malleus), производная квадратной кости (*1*) *наковальня* (incus) и *стремя* очень мелки, что уменьшает обусловленное инерцией угасание передаваемых ими колебаний.

В самом конце триаса от основного эволюционного ствола млекопитающих обособились относительно примитивные формы, первозвери (Prototeria), представленные в современной фауне однопроходными (Monotremata). Их история изучена очень плохо, поскольку главным источником информации о развитии отдельных групп зверей являются зубы, которых современные однопроходные лишены. Лишь у детёнышей утконоса в первые недели жизни появляется генерация молочных зубов, которые по своей морфологии подобны зубам триасовых Multituberculata.

Согласно другой точке зрения (которая не отражена на рис. 181), первозвери обособлены от подкласса Theria еще с палеозоя и прошли длительный самостоятельный путь эволюционного развития. Результаты тонкого сравнительного анализа морфологии черепа (прежде всего, височной области и среднего уха) указывают на их большее сходство с дицинодонтами и горгонопсами, нежели с потомками более поздних цинодонтов. В таком случае их можно рассматривать как порождение удаленного края того обширного фронта эволюции тероморф, на котором разворачивался процесс маммализации. Можно говорить об относительной дифилии млекопитающих, т. е. существовании в их составе двух эволюционных линий. Конечно, они имели общего предка, но это был предположительно представитель пеликозавров — еще не зверь.

Плацентарное живорождение сформировалось, по-видимому, в меловом периоде. Во всяком случае в верхнемеловых отложениях присутствуют свидетельства

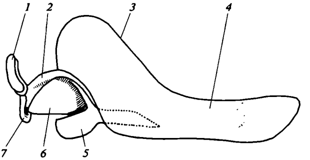


Рис. 182. Схема устройства нижней челюсти раннетриасовой зверозубой рептилии цинодонта *Trinaxodon*. Вид снаружи:

1 — квадратная кость с приросшей снаружи квадратноскуловой костью; *2* — надугловая кость; *3* — венечный отросток; *4* — зубная кость; *5* — отогнутая пластинка угловой кости; *6* — угловая кость; *7* — ретроартикулярный отросток сочленовной кости

существования плаценты у сумчатых (Marsupialia, s. Metatheria) и плацентарных (Placentalia), или высших зверей (Eutheria).

Охрана млекопитающих

Как и другие живые организмы, млекопитающие подвержены процессам естественного вымирания. Однако по мере интенсификации хозяйственной деятельности человека и освоения им всё более обширных территорий темпы вымирания млекопитающих заметно возросли. Подсчитано, что с начала XVII и до середины XX в. с лица Земли исчезло около 40 видов млекопитающих. В настоящее время полное истребление угрожает по крайней мере 120 видам зверей. Большую роль в этом процессе сыграл охотничий промысел, который человечество практикует с древнейших времён. И хотя некоторые считают, что человек мог быть повинен в прямом истреблении, например, некоторых видов крупных быков, лошадей и даже мамонта, традиционные способы охоты обычно не нарушают естественного баланса численности диких животных с условиями их существования и умеренной квотой изъятия их из природы. Куда более значительный ущерб наносит животным промысел, поставленный на промышленную основу. Так, использование совершенных средств добычи животных (нарезного оружия, китобойных орудий, разнообразных самоловов и т.д.), а также быстроходных транспортных средств (судов, вертолётов, вездеходов и т.п.) способно привести к почти полному истреблению даже массовых видов зверей в столь короткие сроки, что естественное восполнение численности этих животных становится невозможным. Так, например, начавшийся во второй половине XX в. промышленный промысел голубых китов (*Balaenoptera musculus*) — крупнейших млекопитающих нашей планеты — в антарктических водах привёл к сокращению численности этих гигантов к началу 1960-х годов более чем в 200 раз. И только теперь, после введения полного запрета на их добычу, численность голубых китов начинает медленно расти.

Неумеренная, бесконтрольная охота в последние 10—15 лет приводит к почти полному истреблению сайгака (*Saiga tatarica*), джейрана (*Gazella subgutturosa*) и кулана (*Equus hemmionus*) в среднеазиатских государствах, а также лося (*Alces alces*), кабана (*Sus scrofa*) и косули (*Capreolus capreolus*) в лесах средней полосы России.

Катастрофическую роль играет распространение моды, а значит, и фантастически высокие цены на шкуры крупных хищников (ягуара, тигра, леопарда, различных медведей) или сырьевые материалы (рога носорогов, слоновая кость, секреты мускусных желез и прочее), имеющие широкое применение в производстве дорогостоящих художественных изделий или различных снадобий народной медицины.

Однако самую роковую роль в полном исчезновении угрожаемых или исходно редких видов зверей играет преобразование или полное разрушение их первичных местообитаний. Так, например, распашка североамериканских прерий не только способствовала, наряду с охотой, значительному сокращению численности бизона (*Bison bison*), но и привела к почти полному исчезновению луговых собачек (сусликов, род *Citellus*) и черноногого хорька (*Mustela nigripes*).

Вырубка первичных лесов для производства древесного угля — основного источника энергии для местных жителей Мадагаскара — приводит к быстрому и

необратимому уничтожению уникальных природных сообществ этого гигантского острова, в том числе к вымиранию многих видов лемуров (семейство Lemuridae) и виверр (семейство Viverridae).

Загрязнение горных рек вызывает постоянное сокращение численности и без того чрезвычайно редкой пиренейской выхухоли (*Galemys pyrenaicus*), а промышленные стоки в озеро Байкал влекут за собой массовый падёж эндемичной байкальской нерпы (*Phoca sibirica*).

Лишь частичной альтернативой этому губительному воздействию человека на дикую природу является организация природных заповедников, заказников и национальных парков, а также практика искусственного разведения редких животных в зоопарках с последующей реинтродукцией полученного потомства в естественные местообитания этих видов, разумеется, только в тех случаях, когда это возможно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бодемер Ч. Современная эмбриология. — М.: Мир, 1971. — 446 с.

Гуртовой Н. Н. Систематика и анатомия хордовых животных. Краткий курс. — М.: ИКЦ «Академкнига», 2004. — 142 с.

Гуртовой Н. Н. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы, млекопитающие / Н. Н. Гуртовой, Ф. Я. Дзержинский. — М.: Высшая школа, 1992. — 414 с.

Гуртовой Н. Н. Практическая зоотомия позвоночных. Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы / Н. Н. Гуртовой, Б. С. Матвеев, Ф. Я. Дзержинский. — М.: Высшая школа, 1976. — 351 с.

Гуртовой Н. Н. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся / Н. Н. Гуртовой, Б. С. Матвеев, Ф. Я. Дзержинский. — М.: Высшая школа, 1978. — 407 с.

Дзержинский Ф. Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. — М.: Аспект Пресс, 2005. — 304 с.

Дольник В. Р. Биология, позвоночные животные / В. Р. Дольник, М. А. Козлов. — М.: Просвещение, 2005. — 142 с.

Дунаев Е. А. Разнообразие земноводных (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). — М.: Издательство Московского университета, 1999. — 299 с.

Дунаев Е. А. Разнообразие змей (по материалдам экспозиции Зоологического музея МГУ) / Е. А. Дунаев, В. Ф. Орлова. — М.: Издательство Московского университета, 2003. — 374 с.

Иванов А. О. Ископаемые низшие позвоночные / А. О. Иванов, Г. О. Черепанов. — М.: Изд-во СПбГУ, 2007. — 228 с.

Карташёв Н. Н. Зоология позвоночных / Н. Н. Карташёв, Н. П. Наумов. — М.: Высшая школа, 1979. — Т. 1. — 334 с.; Т. 2. — 272 с.

Карташёв Н. Н. Практикум по зоологии позвоночных / Н. Н. Карташёв, В. Е. Соколов, И. А. Шилов. — М.: Аспект Пресс, 2004. — 383 с.

Коблик Е. А. Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). — М.: Изд-во Московского университета, 2001. — Ч. 1. — 382 с.; Ч. 2. — 395 с.; Ч. 3. — 358 с.; Ч. 4. — 380 с.

Лёвушкин С. И. Общая зоология / С. И. Лёвушкин, И. А. Шилов. — М.: Высшая школа, 1994. — 432 с.

Ромер А. Анатомия позвоночных / А. Ромер, Т. Парсонс. — М.: Мир, 1992. — Т. 1. — 357 с.; Т. 2. — 406 с.

Россолимо О. Л. Разнообразие млекопитающих. Части I—III / [О. Л. Россолимо и др.]. — М.: Изд-во КМК, 2004. — 992 с.

Черепанов Г. О. 2007. Палеозоология позвоночных / Г. О. Черепанов, А. О. Иванов. — М.: Издательский центр «Академия», 2007. — 350 с.

Шубин Нил. Внутренняя рыба. История человеческого тела с древнейших времён до наших дней. — М.: Астрель, 2009. — 304 с.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Агломерулярная почка 153
Аккомодация 74
– у миног 93
– – акул 116
– – костных рыб 134
– – амфибий 222
– – рептилий 272
– – птиц 314
– – млекопитающих 391
Аллантоидная плацента 418
Аллюр 237, 382
Амфистилия 145,189
Амфицельные позвонки 112, 129, 165
Анализаторы 70, 271, 421
Анальное отверстие 37, 90, 127, 398
Анапсидный череп 253, 291
Аптерии 295, 345
Артериальные дуги тетрапод 209
Артериальный конус 78, 79, 122, 208, 211
Артериальный проток 209
Асимметричные походки 384
Аспидин 102, 105
Астаксантин 300
Атлант 246, 288
Атриальная полость 15, 22, 58
Атриопор 15
Аутостилия 145, 189
Аутотомия 279

Барабанная перепонка 73, 288, 440
Белковая оболочка 244
Бентофаги 173, 174, 185
Билатеральная симметрия 6, 17, 19, 21, 51
Бинауральный эффект 353
Бисериальный архиптеригий 164
Бластодерма 126, 138, 243, 327, 408
Бластопор 12, 17, 86, 126, 327, 410
Бластоцель 24, 126, 327
Бластула 17, 86, 126, 214, 327
Боковой ход змей 283
Большая жевательная мышца 381, 428
Боталлов проток 265, 403, 411
Брахиация 425
Брыжейка 15, 81, 94
Брызгальце 110, 121, 167, 233, 328
Брюшина 15
Брюшная аорта 14, 95, 138
Брюшные плавники 110, 115, 128, 133, 171, 180, 183, 185, 187, 236
– рёбра 251

Вандерваальсовы силы 281
Веберов аппарат 148, 171, 172
Висцеральные дуги 55, 67, 89, 145
– мышцы 86, 91
Висцеральный скелет 67, 91, 109, 113
Внезародышевые оболочки 244
Внутреннее ухо 73, 93, 172, 205, 260—261
Внутричерепной кинетизм 231, 255
Вокализация 220
Волосковые клетки 72, 73, 390
Волосы 70, 370—375, 439
Волосяные фолликулы 373
Вомероназальный орган 205, 261, 272, 283
Воротная вена печени 398
– – почки 153
Воротная система печени 14, 411
– – почки 123, 325, 402
Воротник 32, 34, 38,40
Вторичная верхняя челюсть 131, 163, 173, 202, 255, 305, 379
– полость тела, или целом 81
Вторичное твёрдое (костное) нёбо 255, 369, 379
Вторичный рот 42
– челюстной сустав 438
Выводковые птицы 333
Выносящие жаберные артерии 14, 123, 138, 209

Газовые железы 136, 142, 150
Ганоидная чешуя 143, 144, 165, 168, 191
Гаструла 86
Гаструляция 17, 42, 86, 126, 214, 327, 408
Гермафродитизм 99
Гетеротермность 331
Гетероцельность (позвонков) 301
Гетероцеркальный хвостовой плавник 127, 167
Гиостилия 114, 132, 145, 189, 218, 231
Глазки Гессе 10
Глазное яблоко 73, 75, 205
Глазные мышцы 69, 115, 117, 205
Глазок 10, 25
Гломерулюс 40, 47
Глотка 12, 13, 22, 25, 27, 35, 47, 56, 76, 93, 97—99, 394
Головастик 216—218, 220—227
Головная почка 81, 221
Головной щит перистожаберных 45, 46
Головные нервы 72, 92, 117—118
Гомойотермия 438
Гомойотермность 331
Гомойотермные животные 269
Гомоцеркальный хвостовой плавник 127
Грудная клетка 245
Грудные плавники 108
Гулярное дыхание 121, 164, 207
Гусеничный ход змей 285

Дентин 55, 76, 86, 102, 110, 131, 143
Дерматокраниум 56

Диапсидный череп 253
Динамическое парение 310
Дифиодонтия 393
Дифицеркальный хвостовой плавник 90, 236
Домик аппендикулярии 31
Дробление 49, 85, 126, 327, 408

Жаберная крышка 132, 137
Жаберные лепестки 57, 121
– лучи 114
– мешки 34, 94
– перегородки 12, 150
– щели 6
Жабры 56, 77, 120
Жвачка 397
Желточная пробка 214
Желудок 23, 76, 393—397
Живорождение 85, 282

Задняя кардинальная вена 14, 139
– кишка 77, 320
Зазубренный клапан 265
Замещающие кости 65
Зародышевый диск 86, 126
Зооксантин 300
Зрелорождающие животные 410
Зубы 65, 76, 121, 154, 392

Imматуронатные животные 410
Инвагинация 42, 86, 126, 139, 214, 327
Инстинкт дома 334
Интеркарпальное сочленение 248, 293
Интертарзальное сочленение 248, 293
Инфраростральный хрящ 216
Ионоциты 96, 153

Кайнозойская эра 64
Каменноугольный период 48, 62
Карапакс 251, 258
Карбон 62
Кембрий 48
Кератин 65, 124, 245
Киль грудины 303
Кинетичность черепа 305, 367
Китовый ус 427
Кишечник 13, 23, 77
Клептопаразитизм 332
Клоака рыб 120, 149
Клоакальный сифон 20—23
Когти 296, 372
Кожная лопасть плавника 115, 132
Кожное дыхание 198, 207
Кожные железы 65, 230, 243, 375
Колбовидная железа 19
Контурные перья 298
Копрофагия 398
Копчиковая железа 296
Копыта 373, 429
Корень спинной аорты 14, 209, 329
Кориум 7, 22, 65, 142, 371
Космоидная чешуя 143
Костная чешуя 144
Кость 65
Красное тело 151
Крестец 66, 303
Кровеносная система плода 329, 410
Крылышко 298
Ктеноидные чешуи 128
Кювьеров проток 14, 123, 139

Лабиринтовый орган 151
Лакуны 14, 24
Лёгкие 77, 150, 207, 245, 321, 400
Лёгочный круг кровообращения 151
Лептоцефал 171
Лимфатическая система 80
Лимфатические мешки 199
Линька у птиц 300
Личинка асцидии 24
Лобовое сопротивление 140
Локомоторная волна 140
Лоренциниевы ампулы 115, 190
Луковица аорты 95, 151

Малый круг кровообращения 79, 164
Маммализация 437
Маммальный челюстной сустав 369
Мантия 22
Массетер 438
Матуронатные животные 330, 410
Маховые перья 294—298
Машущий полёт 160, 173, 230, 311
Мезодерма 18, 86
Мезодермальный гипомер 54
Мезозойская эра 62
Мезонефрос 83
Меланин 144, 300
Меланоциты 144, 300
Меловой период 64
Мерцательный орган ланцетника 11
Метамерия 6, 49
Метаморфоз 19, 25, 27, 100, 198, 218
Метанефрос 83, 245
Метаплевральная складка 15, 20
Микрофаги 19, 51
Миомеры 9, 58
Миосепты 9, 57
Миотом 69
Млечные железы 375
Мозговые пузыри 70
Моногамные виды 346—363
Мочеполовой синус 96, 124, 406, 408
Мясистая лопасть плавника 67, 114, 115

Наджаберная бороздка 12, 27
– пластинка 23
Назогипофизарный мешок 93
Наружное ухо 73, 316, 390
Наружные жабры 150, 216
Невральные дуги позвонков 56, 189
Невропор 11, 25
Невроцель 10, 70
Незрелорождающие животные 410
Нейрокраниум 113, 231, 233
Нейруляция 18, 86, 408
Неотения 31, 100, 228
Непарные плавники 110, 127, 140
Нервная пластинка 18, 86
– трубка 10, 86
Нервно-кишечный канал 18
Нервный валик 55, 215
– ганглий оболочников 23, 24
– гребень 10, 54, 57
Нерестовые миграции 99, 193
Нижняя челюсть 114, 131, 380
Нитевидные перья 298
Новая кора 260, 386
Ногти 372, 428

Оболочки яйца 85
Обонятельная капсула 90, 113
Обтекаемая форма тела 140, 189
Окологлоточное мерцательное кольцо 12, 23
Оофагия 124, 156
Оперкулярное дыхание 137, 191
Опистоцельные позвонки 168
Орган обоняния 75
Органы боковой линии 55
Ордовик 48
Осевой скелет 7, 66
– череп (нейрокраниум) 67
Осморегуляция рыб 124, 152
Основной стержень пера 296
Остеодермы 249, 255, 258, 278, 373, 419

Отико-окципитальный блок 231, 236
Отогнутая пластинка (угловой кости) 435
Очин 297

Палеоген-неогеновый период 64
Палеозойская эра 62
Паниццево отверстие 265
Панты 373
Парабранхиальная полость 121
Парасагиттальная плоскость 292
Парасимпатическая нервная система 70
Парахордалии 67
Парные плавники 109, 114
Паротиды 227
Партеногенез 281—282
Партеногенетическое размножение 280
Парус 11, 95
Педоморфоз 228
Пение 318
Первичная бороздка 86, 327, 410
– верхняя челюсть 131
– почка 83
Первичный челюстной сустав 132, 380
Передняя кардинальная вена 14, 123
– кишка 76
Перелёты 331, 334
Перепончатый лабиринт 73
Перилимфа 73, 116
Пермский период 62
Пескоройка 97
Печень 23, 77
Печёночная вена 96, 330
Печёночный вырост 13
Пилорические выросты 135
Пинеальный орган 71
Пищевод 23, 94
Плавательный пузырь 136
Плавниковые камеры 9
Плакоидная чешуя 143
Пластрон 258
Платибазальный череп 145
Плечевой пояс 68, 114, 132
Погадки 320
Поджелудочная железа 77
Подкишечная вена 14
Подмозговая железка 23
Подоциты 15, 40
Подъёмная сила 310, 355
Подъязычная дуга 114
– мускулатура 115
Позвоночник 66
Позывки 318
Пойкилотермные животные 268
Покровные (накладные) кости 65, 131
Полёт 309
Полигамные виды 333
Полиплоидные виды 227
Полифиодонтия 393
Полосатые тела 147, 246, 313, 386
Полость перикарда 38, 81, 123
Полувыводковые птицы 330
Полукружные каналы 73
Порфирин 300
Походка 382
Почки накопления 24
Почкование 26
Предпочка 81
Предротовая воронка 7
Приносящие жаберные артерии 14, 95, 122, 138, 164
Присоска 25
Прокоракоид 202, 415
Пронефрос 81
Пропатагиум 295
Пропеллирование 311
Пропульсивная сила 311
Противоточная система 150, 151, 405
Протонефридии 15
Процельные позвонки 199, 249
Прямолинейный ход змей 283
Птенцовык птицы 333
Птерилии 295
Птичье молоко 319
Пух 298
Пуховые перья 298

Развитие глаза 75
– пера 298
– почек 81
Разделение потоков крови у лягушки 211
– – – – рептилий 265
Рамфотека 296
Рахитомные позвонки 238
Реабсорбция воды 245
– – у чешуйчатых рептилий 267
– – – млекопитающих 405
Рёберное дыхание 245, 400
Рёбра 66, 241
Резонаторы 213
Ректальная железа 120
Рикошетирующие прыжки 385
Рога 373
Ротовой сифон 22
Ротоглоточное дыхание 220

Сагиттальная плоскость 31
Свободные нервные окончания 72
Сейсмический слух 221, 256, 435
Семенник 81
Сердце 78
Сероза 244
Сетчатка 74
Сила тяги 9, 311
Силур 62
Симметричные походки 382
Симпатическая нервная система 205
Синапсидный череп 369
Скелет свободных конечностей тетрапод 68, 380
Скомброидный движитель 140
Скорлуповая оболочка 243
Слизевой фильтр 12, 22
Слизисто-ресничный механизм улавливания пищи 46
Слуховая капсула 67
Соединительная ткань 7, 12, 47, 65, 90
Соматическая мускулатура 69, 91, 115
Сомиты 18, 86
Сонный проток 209, 264
Сочленовные отростки позвонков 199, 237, 249, 301, 419
Спаривание 100
Сперматофор 219, 228
Спинная аорта 14, 95, 123
– кость 301
Спинно-мозговые нервы 72
Спиральная кишка 120
Среднее ухо 198, 205
Средняя кишка 76, 149
Статическое парение 310, 342
Статоцист 25, 29
Стегальный череп 251, 252
Стереоспондильные позвонки 239
Стигмы 22
Столон 27, 29
Стомохорд 32, 35
Стремя 67, 198, 202, 218
Супраростральный хрящ 216

Тазовая почка 83, 403
Тазовый пояс 68, 203, 307
Теменной глаз 92
Термолокатор 284
Торнария 42, 43
Трабекулы 55, 67, 90
Трепещущий полёт 311
Третичные оболочки яйца 85
Триасовый период 64
Тропибазальный череп 145
Трофобласт 408
Туловищная почка 83
Туловищные позвонки 200

Туника 22
Тураковердин 300

Улитка 261, 316, 389
Угревидный движитель 140
Ундуляционное плавание 9
Ушная вырезка 287

Фенестрация черепа 252—253
Феромоны 222
Фолидоз 249
Фронтальная плоскость 31, 140

Хвостовая артерия 14
– вена 14
Хвостовой плавник 7, 110, 133
Хоаны 75, 147
Хобот 32
Хорда 7—9
Хрящ 55—56

Цедильный аппарат 186, 319
Целом 15, 34, 81
Ценогенез 216
Ценоциум 44—45
Цефализация 10, 91
Циклоидные чешуи 128—129
Циртоподоциты 15

Челюстная дуга 67, 114, 131—132
Череп 67
Чешуя рыб 143
Чудесная сеть 151

Шейные позвонки 301, 367

Щитовидная железа 84

Экстрабранхиальные хрящи 107, 114, 121
Эктомезенхима 55
Эктотермные животные 219
Эласмоидные чешуи 144
Электрорецепторы 190
Электрические органы 158
Элеобласт 29
Эмаль (зубная) 65
Эмболомерные позвонки 240, 287
Эндолимфа 73, 116
Эндостиль 12, 22
Эпиболия 86, 126
Эпидермальные сенсорные плакоды 55, 84
Эпидермис 7, 22, 65
Эпистрофей 249, 288, 301
Эпифиз 71
Этмогиостилия 145
Этмосфеноидный блок 231—233

Юрский период 64, 191

Язык 76, 90, 94, 99
Яичник 16, 24, 81
Яйцевод 24, 81
Яйцеживорождение 85, 124
Яйцерождение 85
Якобсонов орган 261
Ямка Гатчека 11
– Кёлликера 11

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ

Авдотковые 348
Австралийская акула-дог 156
Австралийская бычья акула 156
Агамовые 270, 280
Агути 432
Аистовые 342
Аистообразные 61, 331
Акантоды 59, 62, 189
Акантостега 235, 236
Аксолотль 228
Акула-домовой 156
Акула-мако 157
Акула-нянька 156
Акулохвостые скаты 159
Акулы-воббегонги 156
Аллигаторовые (семейство) 287
Аллозавр 292
Альбатросы 180, 301, 341
Амбистома 228
Американская кукша 319
Американские вараны 261, 272
Американские грифы 344
Американский полоз-бегун 271
Амниоты 58, 242
Амфиаспиды 105
Амфибии (=Земноводные) 58, 197
Амфисбены 281
Амфиума 228
Анабас 184, 230
Анаконда 284
Анамнии 58, 242
Анаспиды («Беспанцирные») 102
Анатолепис 62, 102
Андский кондор 344
Анкилозавры 292
Анолисы 271
Антиархи 235
Антракозавры 238
Анчоус европейский 172
Анчоусовые 172
Аппендикулярии 28
Араванообразные 168
Артролептиды 228
Археоптерикс 64, 335
Архозавры 286, 291
Аспидовые змеи 285
Астрильдовые 362
Асцидии 22, 24
Атлантический осётр 167
Африканская змеешейка 342
Африканский аист-разиня 343
Африканский яйцеед 273

Байкальская нерпа 426
Баклановые 342
Банановые лягушки 223
Бандикуты 417
Бараны 430
Бархатные ткачики 362
Батрахозавры 238
Бегающие птицы 336, 432
Бегемот обыкновенный 429
Бегемоты 429
Безлёгочные саламандры 223, 225, 229
Безногие амфибии 64, 229
Бекасовые 348
Бекасы 348
Белая акула 154, 156
Белая трясогузка 359
Беличьи 430, 431
Белки 194
Белобрюхий рябок 350
Белогорлый козодой 354
Белуга 167
Белый амур 173
Белый медведь 424
Беркут 334
Бескилевые птицы 294, 306, 327
Бесхвостые амфибии 221, 225
Бесчелюстные 58, 101
Бесчерепные 6, 52
Бизоны 430
Бисса 278
Благородный олень 430
Бобровые 430, 431
Бойга 284
Бокошейные черепахи 278
Болотная черепаха 248
Большая панда 425
Большая шпорцевая кукушка 351
Большеногие куры 344
Большой голубой турако 351
Большой пёстрый дятел 358
Бородатковые 357
Бочёночники 27
Брахиозавр 292
Броненосцы 373, 419
Буйвол индийский 430
Буйволы 430
Бумсланг 284
Бурая воловья птица 362
Буревестниковые 340
Буревестникообразные 340
Бурозубка обыкновенная 420
Бурундуки 431
Бурый медведь 425
Бурый пеликан 342
Бушмейстер 286
Бычок-батиглобиус 194
Бычьи акулы 154

Вальдшнеп 348
Варановые 242
Василиск 281
Вдовушки 362
Веерохвостые птицы 64
Великолепная денисония 285
Венценосный голубь 349
Венценосный журавль 346
Верблюдовые 429
Верблюды 327
Веретеница обыкновенная 282
Веретеницевые 282
Веретенники 348
Верховки 173
Веслоногие (птицы) 228
Веслоногие лягушки 198, 199, 200
Веслонос 168
Веслоносовые 167, 168
Вестиментиферы 50
Вестлотиана 64
Виверровые 425
Вилорог 373, 430
Воббегонгообразные акулы 156
Вобла 173
Водосвинка 432
Водяной пастушок 347
Волк 424

Волоклюи 362
Волосатая лягушка 228
Волчок 93, 343
Вомбатовые 417
Вомбаты 417
Воробьи 298
Воробьиная земляная горлица 349
Воробьинообразные 330, 331
Воробьиные (семейство) 314, 319, 362
Воробьиный сычик 353
Ворон 356
Врановые 318, 332
Выдра обыкновенная 425
Выдровые землеройки 421
Выпь обыкновенная 343
Выхухоль русская 421
Вьюн обыкновенный 151
Вьюны 173
Вьюрковые 363

Габонская гадюка 286
Гавиаловые (семейство) 287
Гавиаловый крокодил 287
Гага обыкновенная 340
Гагарообразные 340
Гадрозавры 292
Гадюка обыкновенная 280
Гадюки 273, 275
Гадюковые змеи (семейство) 270
Газели 430
Галаговые 423
Галапагосский пингвин 341
Галеаспиды («Шлемопанцирные») 102, 105
Галстучники 349
Гангский гавиал 287
Ганоидные рыбы 150
Гаттерия 272
Гекконовые 281
Гекконы 270, 281
Гепард 425
Геспернорнисы 367
Гиббоны 424
Гигантская акула 154
Гигантская молотоголовая акула 157
Гиеновые 425
Гимнотообразные 174
Гимнуры 420
Гитарниковый скат 159
Гладкий скат 159
Гладколобые кайманы 287
Гладконосые летучие мыши 422
Гну 430
Гоацин 319
Гоацинообразные 319, 352
Головохордовые 6
Голубеобразные 349
Голуби 349
Голубиные 349
Голубой кит 427
Голые землекопы 432
Горбуша 175
Горгонопсы 64, 437
Горилла 424
Горихвостки 360
Горная трясогузка 334
Граптолиты 48
Гребнистый крокодил 287
Гремучие змеи 272
Гремучники 273
Грифовая черепаха 278
Грифы Нового Света 318
Груперы 194
Грызуны 430
Гуанако 430
Гуахаро 316, 332
Гусеобразные 345
Гуси 307, 346

Даман скалистый 428
Даманы 428
Двоякодышащие 67, 145, 163
Двуног 281
Двуноздрёвые 58, 63, 102
Двупалая нессия 277
Двупалые ленивцы 420
Двурезцовые сумчатые 417
Двурогий калао 356
Двуходки 281
Двухцветная пеламида 285
Девятипоясный броненосец 419
Дельфин-белобочка 426
Дельфиновые 426
Джейран 441
Диадектоморфы 288
Диапсиды 290, 291, 292
Диатрима 367
Дикобразовые 430
Дикобразы 432
Дикобразы американские 430
Динозавры 64
Диплодок 292
Дицинодонты 439
Длинноклювые ехидны 416
Длиннокрылая акула 157, 158
Длинноногие сцинки 283
Дневные хищники (птицы) 334
Долгопяты 424
Домовая мышь 432
Домовый сыч 333
Древесные мамбы 285
Древненёбные птицы 336
Древние птицы 335
Древолазовые 359
Дроздовые 360
Дронты 349
Дрофиные 347
Дубонос 319, 362
Дьявол тасманийский 417
Дюгонь 427
Дятелки 357
Дятловые (семейство) 357
Дятловые попугайчики 350
Дятлообразные 357

Европейская корюшка 174
Европейская речная минога 99
Европейская ручьевая минога 100
Европейская рыжая полёвка 432
Европейская химера 160
Ежиные 420
Ехидна 416

Жаба-ага 222, 227
Жаба-повитуха 223
Жаворонковые 359
Жако 351
Жвачные парнокопытные 373
Желна (чёрный дятел) 357
Желтобрюхий полоз 285
Желтопузик 282
Желудёвый дятел 358
Жерех 173
Жерлянки 222
Живородящая ящерица 280
Жилатье 283
Жирафы 431
Журавлеобразные 346
Журавлиные 346

Завроподы 292
Завроптеригии 291
Зайцевые 398
Зайцеобразные 342
Зайцы 344
Зарянки 318, 360
Заяц-беляк 433
Звездочёт 147, 151
Звери 58, 380
Зверозубые рептилии 436
Зверообразные рептилии 435
Зелёная черепаха 278
Зеленушка обыкновенная 362
Землекоповые 431—432
Землеройка-пигмей 418
Землеройковые 420
Зимородковые 356
Златокротовые 421
Змеешейковые 342
Змеи 285, 286
Змеиношеяя черепаха 278
Змеи-яйцееды 270
Золотистая мабуя 277

Зубатые киты 426
Зубатые птицы 367
Зубчатоклювые куропатки 345
Зубчатоклювый голубь 350
Зуйки 348

Ибижара 281
Ибисовые 342
Иглокожие 18, 43
Игрунка обыкновенная 424
Игуановые (семейство) 280
Игуанодон 292
Игуаны 269
Изюбрь 412
Илистый прыгун 169, 231
Иловая змея 274
Ильная рыба 168
Императорский пингвин 341
Индейковые 345
Инопанцирные (= Гетеростраки, «Разнощитковые») 102
Ирбис 425
Исполинские козодои 354
Исполинский колибри 355
Ихтиозавры 291
Ихтиоптеригии 291
Ихтиорнисы 367
Ихтиостега 235
Ихтиостегиды 64

Кабан 374, 441
Кавказская агама 248
Кагу 346
Кагуаны 421
Казарки 368
Казуаровые 337
Казуарообразные 337
Казуары 336
Каймановая ящерица 281
Каймановые черепахи 278
Кайманы 287
Кайры 311
Какаду 351
Какапо 350
Калан 425
Калуга 167
Кальцихордаты 50—52
Камбала Моисея 141
Камбалы 185
Каменки 360
Камышевки 318, 360
Камышница 347
Канны 430
Капский долгоног 431
Капториноморфы 288
Капуциновые 424
Каракал 425
Кардиналовые 361
Кариамы 367
Карликовая сумчатая летяга 418
Карнозавры 292
Карпообразные 173
Кархаринообразные 157
Касатка 426
Каспийская минога 99
Каспийский голопалый геккон 277
Каспийский полоз 285
Катран (колючая акула) 109
Катранообразные 157
Кафрский рогатый ворон 356
Кашалот 426
Квакша Розенберга 223
Квакша-кузнец 223
Квакши 223, 227
Квелия (красноклювый ткачик) 362
Кедровка 315
Кенгуровые 418
Кенгуру 385, 410
Кета 175
Киви 318, 337
Кивиобразные 337
Килька 172
Кистепёрые 161
Китайский аллигатор 286
Китовая акула 156
Китоглав 343
Китообразные 293
Кишечнодышащие 32—34
Клёст-еловик 318
Клесты 332
Клинобрюшки 173
Клоачные 413
Клювоголовые (=Клинозубые) 275
Клюворылы 170
Коала 417
Коатовые 424
Ковровые акулы 156
Кожистая черепаха 278
Козлы 430
Козодоеобразные 353
Козодой обыкновенный 354
Колибри 293, 311, 354
Колибри-пчёлка 355
Колпицы 342
Кольчатая нерпа 426
Комодский варан 282
Конфуциусорнис 335, 356
Коньки (птицы) 360
Коралловые аспиды 285
Королевская змея обыкновенная 285
Королевская кобра 274, 285
Королевский питон 244
Корольки 358
Коростель 347
Короткокрылые дрозды 353
Короткопалая пищуха 331
Короткошёрстный вомбат 417
Корюшкообразные 174
Костистые рыбы 137, 145
Костнопузырные 172
Костнохрящевые 165
Костные ганоиды 168, 191
Костные рыбы 137, 145
Косуля 411, 441
Котилозавры 288
Кошачьи 425
Кошки 279, 425
Кошкоподобные хищные 425
Коэли (кукушки) 352
Краксовые 345
Крапивник обыкновенный 360
Крапивниковые 360
Крапчатая роющая лягушка 241
Краснобрюхий тритон 222
Красноглазая квакша 227
Красноголовый дятел 334
Красногрудый скрытохвост 339
Красноспинная саламандра 223, 224
Крачки 348
Кричащие воробьиные 359
Крокодиловые (семейство) 287
Крокодилы 81, 253—287
Кролики 433
Кроличий бандикут 417
Кроличья сова 352
Кроншнепы 348
Крот 375, 421
Кротовые 420
Крохали 319
Круглоголовки 275
Круглоносый плавунчик 318
Круглоротые 58, 87, 101
Круглоязычные 227
Крыланы 422
Крыложаберные 32, 42
Крысиная змея 284
Крысы обыкновенные 432
Кукабарра 356
Кукушка-подорожник 352
Кукушки 351
Кукушкообразные 351
Кулан 441
Кулики 347
Кулики-сороки 348
Куньи 425
Куроед 277
Курообразные 344
Кускусовые 417

Лабиринтовые 184
Лабиринтодонты 238
Ламантины 427
Ламнообразные акулы 156

Ланцетник 6—24
Ласка 424
Ластоногие 425
Ласточковые 360
Латимерия 145, 161
Лев 425
Лемминги 431
Лемур вари 423
Лемуры 423
Ленивцы 397, 420
Леопардовая лягушка 242
Лепидозавры 279, 291
Лептодактилиды 227
Лесные мыши 356
Летающие лягушки 228
Летающие ящеры 292
Летучие драконы 275
Летучие мыши 422
Летучий дракон 280
Летяги 413
Лещ 173
Лиалисы 281
Линейная колючая игуана 281
Лирохвост 358
Лисий кузу 418
Лисица обыкновенная 371
Логгерхед 278
Ложноногие змеи 284
Лопастепёрые (= Мясистолопастные) 161, 190
Лопатонос обыкновенный 380
Лориевые 351
Лососеобразные 175
Лососи 175
Лошадиные 429
Луна-рыба 141, 187
Луфарь 195
Лучепёрые 164
Лысуха 347
Лягушка-бык 241
Лягушка-крабоед 221
Лягушкороты 354

Макаки 424
Макак-резус 424
Малая бронзовая кукушка 351
Малая выпь 343
Мангустовые 425
Мантовые скаты 160
Мара 432
Марабу 343
Мартышки 424
Мартышковые 424
Мата-мата 278
Медвежьи 424
Медоуказчиковые 358
Медянка обыкновенная 284
Мешкоротообразные 171
Мешотчатые прыгуны 430
Миксина обыкновенная 101
Миксины 58, 87, 98
Миноги 89
Мирикины 424
Миссисипский аллигатор 287
Млекопитающие (=Звери) 58
Многожаберникообразные 157
Многопёр 150
Многопёрообразные 142
Многопёры 167
Мозоленогие 429
Молотоголовая акула 157
Молох 280
Монарховые 361
Морж 425
Моржиные 426
Морская игуана 271
Морская минога 99, 101
Морская свинка 432
Морские змеи (семейство) 285
Морские иглы 153, 183
Морские лилии 50
Морские черепахи (семейство) 270, 275
Морской конёк 142
Морской кот 159
Морской леопард 426
Мохноногий сыч 333
Муравьеды 420
Муравьеловковые 359
Мурены 171
Мухоловка-пеструшка 361
Мухоловковые 361
Мышиные 432
Мягкотелая черепаха 279
Мягкотелые черепахи (семейство) 279

Надкласс Рыбы 109
Наземные позвоночные (=Тетраподы, Четвероногие) 58, 61
Нандуобразные 337
Насекомоядные 282, 420
Настоящие лягушки 225, 228
Настоящие совы 353
Настоящие ужи 284
Настоящие ящерицы 282
Неогнаты 367
Непарнокопытные 428
Неполнозубые 419, 420
Нильский крокодил 270, 287
Новозеландский кривоклювый зуёк 348
Новонёбные птицы 340, 367
Новопёрые рыбы 168, 191
Носатые химеры 160
Носороговые 428
Нутрия 432
Обезьяны 397
Обезьяны узконосые (Старого Света) 424
Обезьяны широконосые (Нового Света) 424
Оболочники 20, 27
Овсянковые 361
Огнетелки 27
Одноноздрёвые 58, 102, 104
Однопроходные 387, 413, 439, 440
Озёрная лягушка 228
Окунь обыкновенный 127
Оленьи 430
Оленьки 430
Олушевые 342
Оляпка 358
Ондатра 431
Опоссумовые 417
Опоссумы 417
Орангутан 424
Орлы 344
Орляковые скаты 160
Осетровые 167
Осетрообразные 145, 165, 167
Остариоклюпеоморфа 171
Остеоглоссоморфы 169
Остеостраки («Костнопанцирные») 102, 105, 106
Остромордая лягушка 222, 224
Ошейниковая кобра 285
Ошейниковые пустынные игуаны 285

Павианы 424
Паламедеи 345
Палеогнаты 334, 367
Палеониски 64, 165, 191
Панголин белобрюхий 423
Панголины 423
Пантера 425
Панцирниковые сомы 174
Панцирнокожие 102
Панцирные рыбы 62, 235
Панцирные щуки 64
Парамиксины 101
Парарептилии 58
Парнокопытные 429
Пастушковые 346
Пастушковые журавли 346
Паукообразные обезьяны 424
Певчие воробьиные 359
Пекари 429
Пелагическая большеротая акула 154, 156
Пеликановые 342
Пеликанообразные 341
Пеликозавры 64, 288
Пепельная семижаберная акула 156
Первичноротые животные 49

Первозвери 413, 414, 440
Первоптица 367
Перепел обыкновенный 344
Пескари 173
Песочники 348
Песчанки 432
Песчаные акулы 156
Печниковые 359
Пилоносообразные 158
Пилорылообразные 159
Пингвинообразные 341
Пипа 225
Пиповые 225
Пиранья 149, 173
Пиренейская выхухоль 442
Питоны 284
Питтовые 359
Питуриаспиды 102
Пищухи 331
Пищуховые 433
Пиявкорот Бургера 101
Пиявкоротые миксины 101
Плавунчики 348
Пластиножаберные 154
Плацентарные 418
Плащеносная акула 157
Плащеносная ящерица 280
Плезиозавры 291
Плиозавры 291
Плотва 149
Плотнорогие 371
Плюющаяся кобра 285
Поганкообразные 340
Погонофоры 50
Подковоносые 422
Позвоночные (Черепные) 52, 58
Полёвки 431, 432
Полевые мыши 432
Полорогие 430
Полулапчатый гусь 346
Полуобезьяны 423
Полухордовые 31, 49
Полярная гагара 340
Полярная крачка 334
Полярная сова 352
Поморники 349
Поползневые 361
Поползни 361
Попугаевые 351
Попугаеобразные 350
Пресбиорнис 361
Приматы 423
Протакантоптеригии 60, 174
Проехидны 416
Протоавис 367
Протоптер 164
Проторотиридиды 64
Прудовая лягушка 241
Прыгунчик короткоухий 433
Прыгунчики 383, 419
Прыткая ящерица 248
Псаммостеиды 105
Псевдозухии 64, 258
Псефур 168
Псовые 424
Птеродактили 293
Птерозавры 64
Птицетазовые динозавры 292
Птицы 58
Птицы-мыши 355
Птицы-носороги 356
Пума 425
Пустельга 334
Пустынная игуана 269
Пуховки 357
Пятипалые тушканчики 431
Пятнистая гиена 425

Разнозубообразные акулы
Ракшевые 356
Ракшеобразные 356
Рамфоринхи 291
Ревуны 424
Рептилии (Пресмыкающиеся) 58, 247
Ржанкообразные 347, 367
Ринодерма Дарвина 223
Рогатки 227
Рогачёвые скаты 160
Рогозуб 163, 164
Рогоклювы 359
Ромбовые скаты 159
Ромботелые скаты 159
Росомаха 425
Рохлевые скаты 159
Рукокрылые 422
Руконожка 423
Русский осётр 167
Рыба-бабочка 230
Рыба-топорик 230
Рыбный филин 353
Рыбозмей 229
Рыбы-белки 194
Рыже-серый валлаби 418
Рысь 382, 425
Рябки 349
Рябчик обыкновенный 345

Сазан 131, 149, 173
Сайгак 430
Саламандра альпийская (чёрная) 229
Саламандра древесная 229
Саламандра пещерная 229
Саламандра пятнистая 229
Саламандровые 229
Саламандры исполинские 228
Сальпы 27, 29
Сверчки 360
Свинковые 432
Свиные (семейство) 429
Свиньи 429
Свиристель 320
Свистун титикакский 227, 228
Северная пищуха 433
Северный олень 430
Сеймурия 239
Сельдевая акула 156
Сельдеобразные 172
Сельдь норвежская 172
Сельдь-черноспинка 172
Сельдяной король 141
Сёмга 176, 193
Серая крыса 371
Серая шестижаберная акула 157
Серебристая чайка 349
Серпоклювы 348
Серый варан 248
Серый кенгуру 418
Серый кит 427
Серый сорокопут 334
Сетчатый питон 284
Сибирский осётр 167
Сивучёвые 425
Сизоворонка обыкновенная 356
Синасцидии 26
Синеязычный сцинк 282
Синицевые 361
Синяя акула 157
Сипуховые 353
Сирен большой (Amphibia: Caudata) 228, 372, 427
Сирены 427
Скат-бабочка 159
Скат-быченос 160
Скаты 154
Скватинообразные 158
Скворец обыкновенный 362
Скворцовые 362
Скопа 344
Скрытожаберники 228
Скрытошейные черепахи 278
Скумбрия 140, 151
Славки 320
Славки-портнихи 361
Славковые 360
Слепозмейки 283
Слепуны 283
Слепушонки 431
Слепыш 375
Слепышовые 431
Слон африканский 427
Слон индийский 427
Слоновая черепаха 277
Слоновые землеройки 433
Слонорылы 170
Снеток 175
Собакоподобные хищные 424
Соболь 425

Собственно скаты 159
Совиные козодои 354
Совиный попугай 351
Совообразные 352
Современные птицы (группа) 335, 367
Совы 353
Сойки 318
Соколиные 345
Соколообразные 344
Солнечные цапли 347
Соловьи 360
Сом 174
Сомообразные 174
Соневые 430, 431
Соня-полчок 431
Сорокопутовые 360
Средиземноморский буревестник 340
Стальноголовый лосось 197
Стегозавр 292
Стегоцефалы 64
Степная жаба 221
Стервятник 332
Стерлядь 167
Странствующий альбатрос 340
Страусообразные 337
Стрела-змея 285
Стриж обыкновенный 354
Стрижеобразные 354
Стрижи 354
Стройные полозы 285
Сумчатые квакши 223
Сумчатые куницы 417
Сумчатые летяги 418
Сумчатые млекопитающие 412
Сумчатые мыши 417
Сумчатый волк 417
Сумчатый крот 417
Сумчатый муравьед 417
Суповая черепаха 278
Сурки 431
Суслики 431
Суставношейные 187
Сухопутные черепахи (семейство) 270, 279
Сфенодонты 291
Сцинки 282
Сцинковый геккон 282

Тайпан 284
Тайфунник-бульверия 340
Тапировые 428
Тарпон атлантический 170
Тарпонообразные 170
Тасманийский дьявол 417
Тейиды 281
Текодонты 292
Телодонты 102
Тёмная саламандра 229
Темноспондильные стегоцефалы 238
Тенрековые 421
Терапсиды 64, 439
Териодонты 439
Тероморфы 58, 288
Тероподы 292
Тестудиниды 279
Тетеревиные 345
Техасская глухая игуана 268
Тигровая змея 285
Тигровая лягушка 241
Тимелиевые 360
Тинамуобразные 336, 339
Тираннозавр 292
Тиранны, тиранновые мухоловки 359
Ткачиковые 362
Толстолобики 173
Тонкопозвонковые амфибии 238
Тонкотелая миксина 101
Травяная лягушка 198, 220
Трёхкоготные черепахи 278
Трёхпалые тушканчики 431
Трёхпалый ленивец 420
Тритон обыкновенный 229
Трогонообразные 355
Трубкозуб 422
Трубкозубые 422
Трубконосые 318, 340
Трупиаловые 361
Трясогузковые 360
Тукановые 357
Тукановые бородатки 357
Туканы 357
Тунец синий 183
Тунцы 140, 183
Тупайевые 421
Тупайи 421
Тупик обыкновенный 339
Турако 351
Тушканчиковые 385
Тюлени настоящие 425, 426
Тюлька 172

Углозуб сибирский 228
Углозубы 228
Угорь европейский 171
Угреобразные 170
Угри 171
Удавы 284
Удод 357
Уж обыкновенный 272, 284
Ужеобразнве (семейство) 284
Улиты 348
Усатые киты 426
Утиные 301, 345
Утконос 416
Ушан 414
Ушастая круглоголовка 275
Ушастые тюлени 425

Фазановые 345
Фаэтоны 341
Филин обыкновенный 353
Филломедузы 223
Фламинго 319, 343
Фламингообразные 343
Фороракос 367
Фрегаты 181, 332, 340

Хамелеон Джексона 277
Хамелеоны 280
Хамса 172
Харацинообразные 173
Хвостатые амфибии 222
Хвостоколообразные 159
Химерообразные 160
Химеры 160
Хищные (млекопитающие) 424
Хищные сумчатые (отряд) 417
Хоботнорылые химеры 161
Хоботные 427
Хомяковые 431
Хорасанская агама 277
Хрящевые рыбы 58, 62, 154

Цапли 343
Цветные бекасы 347
Цельноголовые 145, 154
Целюрозавры 292
Ценолесты 416
Цератопсы 292
Цесарковые 345
Циветы 425
Цинодонты 435, 437

Чавыча 175
Чайки 348
Чайковые 349
Чеканы 360
Челюстноротые 58, 106, 108
Червеобразная слепозмейка 283
Червяга паранская 228
Червяги 228
Червяги настоящие (род) 228
Черепахи 279
Чёрный кайман 287
Чёрный стриж 331
Чесночница 222
Чешуеноги 281
Чешуйчатые рептилии 279
Чешуйчатые ящеры 414
Чибисы 348
Чистики 349

Шерстокрылы 421
Шестилинейчатый сцинк 271
Шилоклювковые 348

Шимпанзе 424
Шиншиллы 432
Шиповатый скат 155
Шипохвостовые 431
Широкорот восточный 356
Шлемоносные квакши 223
Шлемоносный калао 357
Шпорцевая лягушка 221, 225
Шпрот европейский 173

Щелезубы 420
Щитковые 102
Щитомордник 273
Щука обыкновенная 176
Щурка золотистая 356
Щурковые 356

Эврептилии 288
Электрические скаты 158
Электрические угри 174
Электрический скат 155
Электрический сом 174
Электрический угорь 174
Элопоморфы 170
Эму 300
Энанциорнисы 64, 365
Эублефар иранский
Эублефары 281
Эфа песчаная 273
Эфы 283

Южноамериканские древесные змеи 270

Ядозубы (семейство) 282
Якамары 357
Якановые 347
Яки 430
Ямкоголовые змеи 286
Ястреба 344
Ястребиная сова 353
Ястребиные 344
Ящерицы 269
Ящеротазовые динозавры 292
Ящерохвостые (птицы) 344
Ящеры 265, 423

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ

Abramis brama 173
Acanthodii 58, 59, 62, 189
Acanthostega 236
Accipitridae 344
Acinonyx jubatus 425
Acipenser baeri 167
— *guldenstadti* 167
— *ruthenus* 167
— *sturio* 167
Acipenseridae 167
Acipenseriformes 59, 167, 191
Acrania 6, 52
Acrobates pygmaeus 418
Acrocephalus 360
Actinistia 161, 190, 234
Actinopterygii 59, 62,143, 147, 164, 190
Aegolius funereus 353
Aegothelidae 354
Aepyornithiformes 335
Afrixalus laevis 223
Afrosoricida 418, 419, 421
Afrotheria 419
Agalychnis callidryas 227
Agama 280
Agnatha 58, 59, 62, 87, 101
Alaudidae 358, 359
Alcae 349
Alcedinidae 356
Alces alces 441
Alligator mississippiensis 271, 274, 286
Alligator sinensis 286
Alligatoridae 287
Alluropoda melanoleuca 425
Alouatta 424
Alytes obstetricans 222
Amblyrhynchus 280
Ambystoma maculatum 225
— *tigrinum* 228
Amia calva 150, 151, 168
Amiiformes 59, 168, 191
Amniota 58, 60, 242
Amphibia 58, 60, 187
Amphignathodon 221
Amphisbaena alba 281
Amphisbaenia 281
Amphiuma means 228
Anabantidae 184, 230
Anabas testudineus 230
Anamnia 58, 59, 242
Anarhynchus frontalis 348
Anas platyrhynchos 346
Anaspida 59, 102, 105
Anastomus lamelligerus 343
Anatidae 301, 345
Anatolepis 62, 102
Ancistrodon 273
Andrias 228
Aneides lugubris 229
Anguidae 282
Anguilla anguilla 171
Anguilliformes 59, 170
Anguis fragilis 282
Anhimidae 345
Anhinga rufa 342
Anhingidae 342
Anomaluridae 431
Anser 346
Anseranas semipalmata 346
Anseriformes 61, 301, 319, 345
Antechinus 417
Anthracosauria 238, 287
Antiarchi 187
Antilocapra americana 430
Anura 225, 241
Aotus 424
Apoda 60, 220, 221, 229, 241
Apodemus 432
Apodi 354
Apodiformes 60, 354
Appendiculariae 20, 30
Aptenodytes forsteri 331, 341
Apteryx 314, 318
Apterygiformes 337
Apus apus 331, 354
Aquila chrysaetos 334
Aramidae 346
Arandaspida 59, 105
Arandaspis 105
Arapaima gigas 170
Archaeopteryx 363
Archaeornithes 335
Archilochus colubris 355
Archonta 419
Archosauria 60, 286, 291
Ardeidae 343
Aristichthys nobilis 173
Arthrodira 187
Artiodactyla 61, 418, 429
Arvicolinae 434
Ascidiae 20, 21
Aspius aspius 173
Astraspida 59, 105
Astraspis 105
Astroscopus 147, 151
Asymmetron 6
Ateleaspis 106
Ateles 424
Athene cunicularia 352
— *noctua* 353
Atractosteus
Austrelaps superbus 285
Aves 58, 60, 293

Balaeniceps rex 343
Balaenoptera musculus 427, 441
Balanoglossus 32, 37, 38, 49
Balanoglossus gigas 32
Balearica pavonina 346
Basiliscus 281
Bathyergidae 431, 432
Bathygobius soporator 194
Batoidea 59, 141, 154, 158
Bipes 281
Bison 430, 441
Bison bison 441
Bitis gabonica 286
Boa 284
Boidae 273, 284
Boiga trigonata 284
Bombicilla 320
Bombina 222, 227
Boreoeutheria 419
Botaurus stellaris 343
Bovidae 430
Brachiopterygii 165
Bradypus 420
Branchiostoma lanceolatum 6, 7
Branta 346
Bubalus 430
Bubo bubo 353
Bucconidae 357
Buceros bicornis 356

Bucerotidae 356
Bucorvus leadbeateri 356
Bufo bufo 224
— *calamita* 224
— *cognathus* 221
— *marinus* 222
Bufonidae 225, 227
Bulweria 340
Buphagus 362
Burhinidae 348

Cacatuidae 351
Caecilia (отряд) 229
Caecilia (род) 229
Caenolestidae 416
Caiman niger 287
Calidris 348
Callichthyidae 174
Callithrix jacchus 424
Callorhynchidae 161
Callorhynchus 161
Camelidae 429
Camelus 430
Canidae 424
Canis lupus 424
Capitonidae 357
Capra 430
Caprimulgidae 354
Caprimulgiformes 61, 353
Caprimulgus europaeus 331, 354
Captorhinomorpha 288
Carcharhiniformes 157
Carcharhinus longimanus 157
Carcharodon carcharias 156
Cardinalidae 361
Caretta caretta 278
Carnegiella myersi 230
Carnivora 61, 371, 418, 419, 424
Caspiolosa kessleri 172
Caspiomyzon wagneri 99
Casuariidae 337
Casuariiformes 60, 337
Catarhini 424
Cathartes aura 318
Cathartidae 344
Caudata 228
Cavia porcellus 432
Caviamorpha 430
Caviidae 432
Centropus menbeki 351
Cephalaspidomorphi 102
Cephalaspis 102
Cephalodiscus 43—47, 49
Cephalohordata
Ceratophrys 227
Ceratotherium simum 428
Cercopithecus 424
Certhia brachydactyla 331
Cervidae 430
Cervus elaphus 430
Cetacea 61, 418, 426
Cetartiodactyla 418, 419
Cetorhinus maximus 156
Chamaeleo Jacksonii 277
Chamaeleonidae 280
Characiformes 59, 173
Charadrii 347
Charadriidae 348
Charadriiformes 61, 347
Charadrius 348
Chelidae 278
Chelydra serpentina 277
Chelidridae 278
Chelodina longicollis 277
Chelodina rugosa 278
Chelonia 60, 271, 275, 278
Chelonia mydas 271, 278
Cheloniidae 278
Chelus fimbriatus 278
Chiasmodon 142, 184
Chimaera monstrosa 160
Chimaeridae 160
Chimaeriformes 160
Chinchilla 432
Chiroptera 61, 419, 422
Chlamydosaurus kingii 275
Chlamydoselachus anguineus 157
Chloris chloris 362
Choanichthyes 190
Choloeus 420
Chondrichthyes 58, 59, 62, 109, 154, 187
Chondrostei 145, 165, 186, 191
Chrysochloridae 421
Chrysococcyx minutillus 351
Ciconiidae 342
Ciconiiformes 61, 342
Cinclus cinclus 358
Cingulata 61, 419
Cisticola 361
Citellus 441
Cladoselachii 189
Clamatores 359
Clethrionomys glareolus 411
Clupea harengus 172
Clupeiformes 60, 172
Clupeonella 172
Cnemidophorus 282
Coccothraustes coccothraustes 362
Coelacanthini 145, 161, 190, 234
Coelurosauria 363
Coliiformes 61, 355
Collocalia 316, 319, 354
Coluber 285
Coluber caspius 285
Colubridae 284
Columbae 349
Columbidae 349
Columbiformes 61, 349
Columbina passerina 349
Compsognathus 363
Confuciusornis 335, 365
Connochaetes 430
Cophosaurus texanus 268
Coracias garrulous 356
Coraciidae 356
Coraciiformes 61, 356
Cornuta 51
Coronella austriaca 284
Corvidae 363
Corvus corax 358
Corythaeola cornuta 351
Coturnix coturnix 344
Cotylosauria 288
Cracidae 345
Crex crex 347
Cricetidae 431
Crocodylia 60, 275, 286, 292
Crocodylidae 287
Crocodylus niloticus 275, 287
— *porosus* 287
Crocuta crocuta 413, 425
Crossopterygii 59, 161, 190, 231
Crotalus 273
Crotaphytus
Cryptobranchidae 228
Cryptodira 278
Crypturellus variegatus 339
Ctenacanthida 189
Ctenopharyngodon idella 173
Ctenosaura 280
Cuculidae 351
Cuculiformes 61, 351
Cyclomyaria 27
Cyclostomata 58, 59, 62, 87
Cyclura 280
Cynocephalus volans 421
Cynodontia 437
Cynognathus 438
Cypriniformes 60, 148, 173
Cyprinus carpio 173

Dacelo novaeguineae 353
Darevskia 282
Dasyatis pastinaca 159
Dasypeltidae 270
Dasypeltis 273, 284
— *scabra* 273
Dasypodidae 373
Dasyprocta 432
Dasypus novemcinctus 419
Dasyuromorphia 61, 417
Daubentonia madagascariensis 423
Delphinidae 426
Delphinus delphis 426
Dendroaspis 285
Dendrobates 223

Dendrobatidae 227
Dendrocolaptidae 359
Dendrocopos major 358
Dermochelys coriacea 278
Dermoptera 60, 416, 418
Desmana moschata 421
Desmognathus fuscus 220
Desmomyaria 29
Dexiothetica 50
Diadectomorpha 288
Diatrima 367
Dicynodontia 437
Didelphidae 417
Didelphis virginiana 417
Didunculus strigirostris 350
Dimetrodon 435
Dinornithiformes 335
Dinosauria 292
Diomedea exulans 340
Diplorhina 58, 59, 62, 102
Dipnoi 59, 145, 147, 151, 161, 163, 186, 190
Dipodidae 385, 431
Diprotodontia 61, 417
Dipsadinae 270
Dipsas 284
Dipsosaurus 269
Discoglossidae 227
Dispholidus typus 284
Dolichotis 432
Dracaena 281
Draco 275, 280
— *volans* 280
Drepanaspis 105
Dromaiidae 337
Dromaius novaehollandiae 300
Dryocopos martius 357
Dugong dugon 427

Echis 273, 283
— *carinatus* 273
Edaphosaurus 435
Edentata 394
Elachistodon 270
Elapidae 285
Elasmobranchii 59, 154, 187
Electrophorus electricus 174
Elephus maximus 427
Ellobius 431
Elopiformes 59, 170
Elopomorpha 59, 170, 193
Emberizidae 361
Embolomeri 239
Emydidae 278
Emys orbicularis 248, 278
Enantiornithes 335, 365
Engraulidae 172
Engraulis encrasicholus 172
Enhydra lutris 425
Enteropneusta 32, 49
Eptatretus (= *Bdellostoma*) 101
Eptatretus burgeri 101
Equidae 429
Equus 429, 441
— *hemmionus* 441
Eremias scripta 277
Erethizontidae 432
Erethmochelys imbricata 278
Erinaceidae 374, 420
Erithacus 360
Eschrichtius gibbosus 427
Esox lucius 136, 176
Estrildidae 362
Euarchontoglires 419
Eublepharis angramainyu 277
Eudynamis 352
Eulipotyphla 61, 418, 419, 420
Eumeces 274, 281
Eunectes murinus 284
Euplectes 362
Eurylaimidae 359
Eurypharynx pelecanoides 171
Eurypygidae 346
Eurystomus orientalis 356
Eusthenopteron 231
Euteleostei 60, 174, 193
Eutheria 61, 418, 421, 441

Falco tinnunculus 334
Falconidae 344
Falconiformes 61, 320, 344
Farancia abacura 274
Felidae 425
Felis caracal 425
Fennecus zerda 424
Ficedula hypoleuca 360
Flectonotus 223
Formicariidae 359
Fratercula arctica 349
Fregata 332
Fregatidae 341
Fringillidae 362
Fulica atra 347
Furnariidae 359

Galbulidae 357
Galeaspida 59, 102
Galemys pyrenaicus 442
Galeomorphi 59, 154
Galliformes 61, 344
Gallinago 348
Gallinula chloropus 347
Garrulus 315
Gastropelecus 173
Gastrotheca 223
Gavia immer 340
Gavialis gangeticus 287
Gaviiformes 60, 340
Gazella subgutturosa 438
— *thomsoni* 415, 430
Gekkonidae 281
Geochelone 279
Geococcyx californianus 352
Gerbillidae 432
Ginglymostoma cirratum 156
Giraffa 430
Glaucidium passerinum 353
Glires 419
Gliridae 430, 431
Glis glis 431
Gnathostomata 58, 59, 106
Gobio 173
Gorgonopsia 437
Gorilla 424
Goura cristata 349
Graptolithina 48
Gruidae 346
Gruiformes 61, 346
Gulo gulo 425
Gymnodactylus caspius 277
Gymnophiona 229
Gymnotiformes 60, 174
Gymnotus 147
Gymnura 159

Haematopodidae 348
Haikouella lanceolatum 58
Halocynthia aurantium 20, 24
Haplorhini 423
Heloderma suspectum 283
Helodermatidae 282
Hemachatus 285
Hemichordata 31, 49
Heptanchias perlo 157
Herpestidae 425
Hesperornithes 367
Heterocephalus 432
Heterodontiformes 154
Heterodontus 154, 156
— *philippi* 156
— *portusjacksoni* 156
Heterostraci 59, 62, 102
Hexanchiformes 157
Hexanchus griseus 157
Hippocampus 142, 153, 182
Hippopotamidae 429
Hippopotamus amphibius 429
Hirundinidae 358, 360
Holocentrus 194
Holocephali 59, 145, 154, 160, 189
Holostei 168, 191
Huso dauricus 167
— *huso* 167
Hyaenidae 425
Hydrochoerus hydrochoerus 432
Hydromantes genei 229
Hydrophiidae 285
Hydrurga leptonyx 426
Hyla faber 226

— *rosenbergi* 223
Hylidae 225, 227
Hylobates 424
Hylocichla mustelina 316
Hylonomus 288
Hynobiidae 228
Hypophthalmichthys molitrix 173
Hyracoidea 61, 419, 428
Hystricomorpha 430

Ibidorhynchidae 348
Ichthyophis glutinosus 229
Ichthyopterygia 291
Ichthyornithes 367
Ichthyosauria 291
Ichthyostega 236
Icteridae 361
Iguana 280
Iguanidae 280
Indicatoridae 357, 358
Insectivora 418, 420
Isurus oxyrhynchus 157
Ixobrychus 343

Jacanidae 347

Ketupa blakistoni 353

Lacerta agilis 248
— *vivipara* 280, 282
Lacertidae 282
Lachesis mutus 286
Lagomorpha 61, 419, 432
Lama glama 430
Lama guanicoe 430
Lamna nasus 156
Lamniformes 156
Lampetra fluviatilis 89, 99
Lampetra planeri 100
Lampropeltis getula 285
Laniidae 360
Lanius 319, 320, 334
Lanius excubitor 334
Lari 348
Laridae 348
Larus argentatus 315, 349
Latimeria chalumnae 161
— *menadoensis* 161
Laurasiotheria 419
Lemmus 431
Lemuridae 442
Lepidosauria 60, 279, 291
Lepidosiren 163, 164
Lepisosteiformes 59, 143, 168, 191
Lepisosteus 150, 168
Leporidae 433
Lepospondyli 238, 240, 241
Leptoptilos 343
Leptotyphlopidae 270
Lepus timidus 433
Leucaspius 173
Lialis 281
Limicolae 347
Limosa 348
Liolaemus 274
Locustella 360
Loriidae 351
Loxia 318, 332, 362
— *curvirostra* 318, 332
Loxodonta africana 427
Luscinia 360
Lutra lutra 425
Lycaon pictus 413
Lynx 425

Mabuya 282
— *aurata* 277
— *heathi* 282
Macaca 421
— *mulatta* 424
Macroclemys temminckii 278
Macropodidae 385, 418
Macropus giganteus 418
Macropus rufogriseus 418
Macroscelidea 61, 385, 419, 433
Macroscelides proboscideus 433
Macrotis lagotis 417
Malapterurus electricus 174
Mammalia 58, 60, 369
Manidae 423
Manis 372, 423
— *tricuspis* 423
Manta birostris 160
Marsupialia 441
Martes zibellina 425
Masticophis flagellum 271
Megachasma pelagios 156
Megachiroptera 422
Megapodiidae 344
Melanerpes erythrocephalus 334
Melanerpes formicivorus 358
Meleagrindae 345
Mellisuga helenae 355
Melospiza melodia 316
Menura 358
Mergus 319, 346
Meropidae 356
Merops apiaster 356
Metatheria 61, 416, 441
Microchiroptera 422
Micropsitta 350
Micrurus 285
Misgurnus 151, 173
Mitrata 51
Mitsucurina owstoni 156
Mobulinae 160
Mola mola 141, 186
Moloch 280
Molothrus ater 362
Monarchidae 361
Monorhina 58, 59, 62, 102
Monotremata 61, 391, 413, 440
Morganucodon 393
Mormyridae 170
Motacilla alba 359
Motacilla cinerea 334
Motacillidae 360
Murenidae 171
Muridae 432
Mus musculus 432
Muscicapidae 361
Musophagidae 351
Mustela nigripes 441
Mustelidae 425
Myliobatidae 160
Myliobatiformes 159
Myllokunmingia fengjiaoa 57
Myocastor 432
Myomorpha 430
Myospalax 431
Myrmecobius fasciatus 417
Myrmecophagidae 420
Mystacoceti 426
Myxine 101
Myxine glutinosa 101
Myxini 58, 59, 87, 98

Natrix 272, 284
Natrix natrix 272, 284
Nemamyxine elongata 101
Neoceratodus 163
Neognathae 60, 340, 367
Neophron 332
Neopterygii 59, 165, 168, 191
Neornithes 335, 367
Nestor 351
Notechis scutatus 285
Notoryctes typhlops 417
Numenius 348
Numidinae 345
Nutifraga caryocatactes 363
Nyctea scandiaca 352
Nyctibiidae 354

Ochotona 433
Ochotona alpina 433
Ochotonidae 433
Odobenidae 425
Odobenus rosmarus 426
Odontaspis 156
Odontoceti 426
Odontognathae 335, 367
Oenanthe 360
Oncorhynchus 175
— *gorbuscha* 175
— *keta* 175
— *tschawytscha* 175
Ondatra zibethicus 431

Ophidia 60, 283
Ophiophagus hannah 274, 285
Ophisaurus apodus 282
Opisthocomiformes 61, 352
Opisthocomus hoatzin 352
Orcinus orca 426
Orectolobiformes 156
Orectolobus 156
Ornithischia 292
Ornithorhynchus anatinus 416
Ornithurae 60, 335, 367
Orthotomus 361
Orycteropus afer 422
Oryctolagus cuniculus 392
Oscines 359
Osmeriformes 174
Osmerus eperlanus 174
Ostarioclupeomorpha 60, 171
Ostariophysi 60, 148, 172
Osteoglossiformes 60, 170
Osteoglossomorpha 59, 169, 193
Osteostraci 59, 105
Ostracodermi 58, 102
Otariidae 425
Otididae 346, 347
Otus scops 353
Ovis 430
Oxyuranus scutellatus 285

Paenungulata 419
Palaeothyris 288
Paleognathae 60, 336, 367
Paleosuchus 287
— *trigonatus* 287
Pan 424
Pandion haliaetus 344
Panthera 413, 425
— *leo* 413
Pantodon buchholzi 230
Papio 424
Paradisaeidae 363
Parareptilia 58
Pareas 284
Paridae 364
Passer 359
Passeridae 362
Passeriformes 60, 319, 331, 358
Patagona gigas 355
Paucituberculata 61, 416
Pedetes cafer 385
Pedetes capensis 431
Pegasoferae 419
Pelamis platurus 285
Pelecanidae 342
Pelecaniformes 341
Pelecanus occidentalis 342
Pelobates fuscus 222
Pelycosauria 435
Peramelemorphia 61, 417
Peramelidae 417
Perca fluviatilis 127, 184
Periophthalmus 151, 183, 230
Perisoreus canadensis 319
Perissodactyla 419
Petauridae 418
Petaurus australis 418
Petromyzon marinus 99, 100
Petromyzones 58, 59, 87, 89
Phacochoerus aethiopicus 429
Phaetontidae 341
Phalacrocoracidae 342
Phalacrocorax 314
Phalaenoptilus nuttallii 354
Phalangeridae 417
Phalaropus lobatus 318
Phascolarctos cinereus 417
Phasianidae 345
Philomachus pugnax 348
Phoca hispida 426
Phoca sibirica 442
Phocidae 425
Phoenicopteriformes 61, 319, 343
Phoenicurus 360
Pholidota 61, 419, 423
Phororacos 367
Phrynocephalus 275, 280
— *mystaceus* 275
Phyllomedusa 224
Physeter catodon 426
Picidae 357
Piciformes 61, 357
Picumnus 357
Pilosa 61, 419, 420
Pinnipedia 425
Pipa pipa 225
Pipidae 225
Pisces 58, 59, 112
Pittidae 359
Pituriaspida 102
Pixicephalus adspersus 241
Placentalia 418, 441
Placodermi 58, 59, 62, 187, 235
Platyrhini 424
Plecotus auritus 422
Plesiosauria 291
Plethodon cinereus 223—225
Plethodontidae 223, 229
Pleurodira 278
Pleuronectiformes 60, 141, 145, 151, 185
Pliotrema 158
Ploceidae 362
Podargidae 354
Podicipediformes 61, 340
Podocnemidae 278
Podocnemis expansa 278
Poephagus 430
Polyodon spathula 168
Polyodontidae 167, 168
Polypteriformes 56, 140, 162, 188
Polypterus 150, 167
Pongo 424
Presbyornis 367
Primates 61, 419, 423
Prionace glauca 157
Pristiformes 159
Pristiophoriformes 155
Pristiophorus 155
Pristis 156
Proboscidea 61, 419, 427
Procavia capensis 428
Procellariiformes 320, 340
Protacanthopterygii 60, 174
Protoavis 367
Protobatrachus 241
Protopterus 163, 164
Protorothyrididae 288
Prototheria 60, 413
Psammophis lineolatum 285
Psephurus gladius 168
Psittacidae 351
Psittaciformes 60, 350
Psittacus erithacus 351
Pteraspidomorphi 102
Pteraspis 102
Pterobranchia 32, 43, 49
Pterocles alchata 350
Pterocletes 349
Pteromys 365
Pteropodidae 422
Pterosauria 292
Ptyas carinatus 284
Ptychodera 32
Puffinus diomedea 340
Puma 425
Pygopodinae 281
Pyrosomata 27
Python regius 277
Python reticulatus 284

Quelea quelea 362

Raja batis 159
— *clavata* 159
Rajidae 159
Rajiformes 162
Rallidae 346
Rallus aquaticus 347
Ramphastidae 357
Ramphastos 357
Rana arvalis 222
— *cancrivora* 222
— *catesbeiana* 241
— *dalmatina* 221
— *lessonae* 241
— *pipiens* 242
— *ridibunda* 222, 228
— *temporaria* 198, 224
— *tigrina* 241
Rangifer tarandus 430

Ranidae 225, 228
Raphidae 349
Ratitae 336
Rattus 371, 432
Rattus norvegicus 371
Recurvirostridae 348
Regalecus glesne 141, 177
Regulus 320, 358
Reptilia 58, 60, 247
Rhabdopleura 43—47, 49
Rhachitomi 238
Rhacophoridae 228
Rheiformes 60, 337
Rheobatrachus 223
Rhincodon typus 156
Rhinidae 159
Rhinobatidae 159
Rhinocerotidae 428
Rhinochetidae 346
Rhinoderma 223
— *darwini* 223
Rhinolophidae 422
Rhinoplax vigil 357
Rhipidistia 161, 190, 231, 234
Rhynchobatidae 159
Rhynchobatus dijddensis 159
Rhynchocephalia 279
Roccus chrysops 194
Rodentia 61, 371, 419, 430
Rooseveltiella nattereri 149
Rostratula bengalensis 347
Rostratulidae 347
Ruminantia 430
Rutilus rutilus 173

Sacabambaspis 105
Saccoglossus 32, 38
— *mereschkowskii* 32
Saccopharyngiformes 60, 171
Saiga 430, 441
Saiga tatarica 441
Salamandra atra 229
— *salamandra* 229
Salamandrella keyserlingii 228
Salamandridae 229
Salmoniformes 60, 175
Salpae 20, 27
Sarcophilus harrisi 417
Sarcopterygii 59, 62, 143, 147, 161, 190
Sarcoramphus papa 318
Sauria 60, 280
Saurischia 292
Sauropoda 292
Sauropterygia 291
Saururae 335, 365
Saxicola 360
Scandentia 61, 419, 421
Sceloporus grammicus 281
Scincidae 282
Scincus sixlineatus 271
Sciuridae 431
Sciuromorpha 430
Scolopacidae 348
Scolopax rusticola 348
Scomber 140, 151
Scrotifera 419
Selachii 59, 154
Semnornis 357
Serpentes 60, 283
Serrasalmus 173
Seymouria 239, 287
Siluriformes 60, 174, 230
Silurus glanis 174
Siphonops paulensis 229
Siren lacertina 228
Sirenia 61, 419, 427
Sistrurus 273
Sitta 361
Sittidae 361
Solenodon 420
Somateria mollissima 300
Sorex araneus 420
Soricidae 420
Spalacidae 431
Spalax 375
Sphenacodon 435
Sphenisciformes 61, 341
Spheniscus mendiculus 341
Sphenodon 279, 292
Sphyrna zygaena 157
Sprattus sprattus 172
Squaliformes 157
Squalomorphi 59, 154, 157
Squalus acanthias 109
Squamata 60, 275, 279
Squatina 158
Squatiniformes 158
Steatornis caripensis 332, 354
Stefania 223
Steganopodes 61, 341
Stegophilus 174
Stellio caucasius 148
— *erythrogaster* 277
Stercorariidae 349
Stercorarius 332
Sterna paradisea 334
Stizostedion lucioperca 130, 184
Strepsirhini 423
Strigidae 353
Strigiformes 61, 352
Strigops habroptilus 350
Struthio camelus 315, 337
Struthioniformes 60, 337
Sturnidae 362
Sturnus vulgaris 362
Suidae 429
Sulidae 342
Suricata suricata 413
Surnia ulula 353
Sus scrofa 374, 441
Sylvia 320, 360
Sylviidae 360
Syngnathus 153

Tachyglossus aculeatus 416
Talpa europaea 421
Talpidae 421
Tapiridae 428
Taricha rivularis 222, 225
Tarsius 424
Taurotragus 430
Tayassuidae 429
Teiidae 281
Teleostei 59, 144, 145, 146, 148, 168, 169, 191
Telmatobius culeus 227
Temnospondyli 238, 241
Tenrecidae 421
Testudines 60, 275
Testudinidae 279
Tetraoninae 345
Tetrastes bonasia 345
Thecodontia 292
Thelodonti 59, 62, 102
Therapsida 435
Theria 61, 413, 416, 440
Theriodontia 436
Theromorpha 58, 64, 435
Theropoda 292
Threskiornithidae 342
Thunnus thynnus 140
Thylacinus cynocephalus 417
Tiliqua scincoides 282
Timaliidae 360
Tinamiformes 60, 318, 339
Tockus 356
Tomistoma schlegeli 287
Torpediniformes 158
Torpedo 146, 159
Tragulidae 430
Trichechus 427
Trichobatrachus robustus 228
Trichosurus vulpecula 418
Trigla 142, 183
Tringa 348
Trionychidae 279
Trionyx sinensis 279
Triprion 223
Triturus vulgaris 229
Trochili 355
Troglodytes aedon 360
— *troglodytes* 360
Troglodytidae 360
Trogoniformes 61, 355
Tubinares 61, 340
Tubulidentata 61, 394, 419, 422
Tunicata 20, 52
Tupaiidae 421
Turdidae 360

Turdus 320, 360
Tylopoda 429
Typhlopidae 283
Typhlops vermicularis 284
Tyrannidae 359
Tytonidae 353

Uncia 425
Upupa epops 357
Urodela 60, 221, 228, 241
Ursidae 424
Ursus arctos 425
Ursus maritimus 424
— *thibetanus* 424

Vandellia 174
Vanellus 348
Varanidae 282
Varanus griseus 248
— *komodoensis* 282
Varecia variegata 423
Vespertilionidae 422
Vidua 362
Vipera berus 280, 286
Viperidae 286
Viverridae 425, 442
Vombatidae 417
Vombatus ursinus 417
Vulpes vulpes 371
Vultur griphus 344

Westlothiana 288

Xenacanthus 189
Xenarthra 419
Xenopus laevis 221, 225

Zaglossus 416

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие ... 3
Введение ... 5

Тип Хордовые (Chordata) ... 6

Характеристика типа Хордовые ... 6
Подтип Бесчерепные (Acrania) ... 6
Подтип Оболочники (Tunicata), или Личиночнохордовые (Urochordata) ... 20
Класс Асцидии (Ascidiae) ... 21
Класс Сальпы (Salpae) ... 27
Класс Аппендикулярии (Appendiculariae) ... 30

Тип Полухордовые (Hemichordata) ... 31

Класс Кишечнодышащие (Enteropneusta) ... 32
Класс Крыложаберные (Pterobranchia) ... 43
Происхождение хордовых животных ... 48
Подтип Позвоночные (Vertebrata), или Черепные (Craniata) ... 52
Характеристика подтипа ... 52
Обзор системы подтипа Позвоночные ... 57
Геологическая история позвоночных ... 62
Общий очерк организации позвоночных ... 64
Раздел Бесчелюстные (Agnatha) ... 87
Класс Круглоротые (Cyclostomata) ... 87
Характеристика класса ... 87
Подкласс Миноги (Petromyzones) ... 89
Строение тела миноги ... 89
Подкласс Миксины (Myxini) ... 98
Разнообразие, распространение, образ жизни и значение круглоротых ... 99
Эволюционная история бесчелюстных ... 101
Раздел Челюстноротые (Gnathostomata) ... 106
Надкласс Рыбы (Pisces) ... 109
Характеристика надкласса ... 109
Организация хрящевых рыб (Chondrichthyes) ... 109
Организация костных рыб ... 127
Общий очерк организации рыб ... 139
Разнообразие, распространение и образ жизни современных рыб ... 154
Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes) ... 154
Подкласс Химеры, или Цельноголовые (Holocephali) ... 160
Класс Костные рыбы (Osteichthyes) ... 161
Подкласс Лопастепёрые (Sarcopterygii) ... 161
Подкласс Лучепёрые рыбы (Actinopterygii) ... 164

Адаптации костных рыб ... 186
Эволюционная история рыб ... 187
Поведение, хозяйственное значение и охрана рыб ... 193
Класс Земноводные, или Амфибии (Amphibia) ... 197
Характеристика класса ... 197
Организация амфибий ... 198
Некоторые особенности внутренней морфологии хвостатых земноводных ... 218
Обзор физиологических особенностей амфибий ... 219
Поведение амфибий ... 222
Разнообразие, распространение и образ жизни современных амфибий ... 225
Выход позвоночных животных на сушу и эволюционная история амфибий ... 230
Значение и охрана амфибий ... 241
Анамнии и амниоты ... 242
Характеристика амниот ... 242
Происхождение амниот ... 246
Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии (Reptilia) ... 247
Характеристика класса ... 247
Строение тела пресмыкающихся ... 248
Обзор эколого-физиологических особенностей рептилий ... 268
Поведение рептилий ... 273
Разнообразие, распространение, образ жизни и значение современных рептилий ... 275
Подкласс Черепахи (Testudines, s. Chelonia) ... 275
Подкласс Лепидозавры (Lepidosauria) ... 279
Подкласс Архозавры (Archosauria) ... 286
Эволюционная история рептилий ... 287
Класс Птицы (Aves) ... 293
Характеристика класса ... 293
Организация птиц ... 295
Экология и поведение птиц ... 331
Разнообразие, распространение и образ жизни современных птиц ... 335
Эволюционная история птиц ... 363
Хозяйственное значение и охрана птиц ... 368
Класс Млекопитающие, или Звери (Mammalia) ... 369
Характеристика класса ... 369
Организация млекопитающих ... 371
Поведение млекопитающих ... 411
Разнообразие, распространение, образ жизни и значение современных млекопитающих ... 413
Подкласс Звери (Theria) ... 416
Происхождение и эволюционная история млекопитающих ... 433
Охрана млекопитающих ... 441
Список литературы ... 443
Предметный указатель ... 444
Указатель русских названий животных ... 448
Указатель латинских названий животных ... 455

Учебное издание

Дзержинский Феликс Янович,
Васильев Борис Дмитриевич,
Малахов Владимир Васильевич

Зоология позвоночных

Учебник

Технический редактор *О. Н. Крайнова*
Компьютерная верстка: *О. В. Пешкетова*
Корректор *Г. Н. Петрова*

Изд. № 101112162. Подписано в печать 18.10.2012. Формат 70 × 100/16. Гарнитура «Ньютон». Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 37,7. Тираж 1 000 экз. Заказ № 3600

ООО «Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru
129085, Москва, пр-т Мира, 101В, стр. 1, а/я 48.
Тел./факс: (495) 648-0507, 616-00-29.
Санитарно-эпидемиологическое заключение № РОСС RU. АЕ51. Н 16068 от 06.03.2012.

ОАО «Тверской полиграфический комбинат». 170024, г. Тверь, пр-т Ленина, 5.
Телефон: (4822) 44-52-03, 44-50-34. Телефон/факс (4822) 44-42-15
Home page — www.tverpk.ru. Электронная почта (E-mail) — sales@tverpk.ru